Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 300	41 pp., 5 pls., 35 tabs.	Stuttgart, 31. 1. 2001

An extraordinary small mammoth (*Mammuthus primigenius*) from SW Germany

By Reinhard Ziegler, Stuttgart

With 5 Plates and 35 Tables

Abstract

The partial skeleton of a mammoth excavated 1967 in Rottweil is presented and the remains are described. Morphometrical analysis and comparisons with other skeletons from Europe and Siberia show that *Mammuthus primigenius* from Rottweil, that died at the age of >25 years, represents the smallest known mammoth (except for the Sanga-Yurakh mammoth and the dwarf mammoths from Wrangle Island). Hitherto small mammoths have never been found from times before the last glacial. Thus it is highly probable that the Rottweil mammoth dates to the last glacial.

Zusammenfassung

Das 1967 in Rottweil ausgegrabene Teilskelett eines Mammuts wird vorgestellt und alle Reste werden genau dokumentiert. Die morphometrische Analyse und Vergleiche mit anderen Mammutskeletten von Europa und Sibirien zeigen, daß *Mammuthus primigenius* von Rottweil, das über 25 Jahre alt war, das kleinste Mammut (außer dem Sanga Yurach-Mammut und den Zwergmammuten von der Wrangel Insel) repräsentiert. Kleine Mammute wurden bislang nie in Ablagerungen gefunden, die älter als das letzte Glazial sind. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß das Rottweiler Mammut aus dem letzten Glazial stammt.

Contents

1. Introduction 2
2. The postcranial skeleton 5
3. Age of death and gender 12
4. Size 14
5. Biostratigraphic conclusions 15
6. References 15
7. Tables 17

Plates 32

SHOUT
SHARE
IT

1. Introduction

Previous skeletal finds of Pleistocene elephants in Germany.– Finds of isolated bones and teeth of mammoth and straight-tusked elephant are not unusual. Commercial gravel exploitation, e.g. in the Upper Rhine Graben, have brought to light thousands of remains of Pleistocene mammals, among these many bones and teeth of elephants. Mammoth remains can occasionally be found also in karstic fissure fillings, or in excavations in areas covered with loess or soliflunctional deposits. However, finds of more or less complete skeletons or partial skeletons of elephants are utmost rare.

The hitherto known and published skeletons of mammoth and its ancestors from Germany are few, and will be discussed briefly below. They are listed chronologically, according to their year of discovery.

The very first find of an elephant skeleton was already made in December 1695 in the travertine quarry of Burgtonna, near Weimar in Thuringia. It was still a time when fossils were not yet recognized as remains of once living animals, but rather as naturae ludibria (games of nature) or even as remains of mythical giants. Nowadays there is no doubt that the skeleton is referable to the straight-tusked elephant, *Palaeoloxodon antiquus*. The skeleton housed in the collection of the department of Quaternary palaeontology in Weimar (which belongs to the Senckenberg Museum in Frankfurt) has not been published in any detail.

The first proper mammoth skeleton was excavated more than 200 years later, in winter 1908/9 in a clay pit at Borna, near Leipzig in Saxonia. It was situated in diluvial clay underlying Holocene loam, thus being correlative with the last glacial, the Weichselian. The skeleton was mounted in the Museum of Ethnology of Leipzig but was destroyed in an air-raid during World War II. FELIX (1912) gave detailed descriptions, measurements and figures from this specimen.

In June 1910 a nearly complete mammoth skeleton was discovered in Late Weichselian deposits on an area of 4x6 m in a clay pit in Ahlen, near Hamm in Westfalia. It is mounted in the Institute for Geology and Paleontology of the University of Münster. A report including a list of the preserved bones and the most important measurements, as well as some figures, is given in SIEGFRIED (1959).

In August 1910 most of a mammoth skeleton was discovered in a sand and gravel pit in Steinheim on the Murr north of Stuttgart (Baden-Württemberg). It was excavated from the so-called *trogontherii-primigenius* gravels, which are correlated with the Rissian glacial. The skeleton was described by DIETRICH (1912) and dubbed *Elephas primigenius fraasi*, a subspecies intermediate between the early Middle Pleistocene *Mammuthus trogontherii* and the Late Pleistocene *Mammuthus primigenius*. The locality Steinheim on the Murr is worldwide known for its find of an archaic human, the cranium of *Homo steinheimensis*, excavated in 1933. However, this skull is from the underlying *antiquus* gravels, which yielded a rich Holsteinian mammal fauna. The skeleton of *Mammuthus primigenius fraasi* consequently is later than *Homo steinheimensis*. Two casts of the skeleton are mounted, one in the Urmensch-Museum of Steinheim, another in the Natural History Museum of Stuttgart.

It was not until twenty years later, in 1930, that the next skeleton of an elephant was discovered in a gravel pit south of Edersleben in the district Sangerhausen in Thuringia. The skeleton was excavated 1930–1932, it was mounted in the Spengler-Museum in Sangerhausen. This skeleton represents *Mammuthus trogontherii*, an ancestor of the wooly mammoth. It was made known by KRUTSCH (1953) and by GARUTT & NIKOLSKAJA (1988).

In January 1936 a partial skeleton of a mammoth was found in Late Pleistocene loess deposits two kilometers north of Polch near Mayen in the Nette Valley (Eifel, Rheinland-Pfalz). This find was published by KOENIGSWALD (1989).

In April 1957 miners of the brown coal mine "Pfännerhall" in Braunsbebra in the Geisel Valley (Sachsen-Anhalt) discovered a nearly complete mammoth skeleton in the loess covering of an opencast mine. The mammoth layer is correlated with the advance phase of the penultimate glaciation, the Saalian, according to the northwest European stratigraphy. The skeleton represents an early member of the typical mammoth and was more advanced than the Steinheim mammoth. It was thoroughly documented by TOEPFER (1957) and was mounted in the State Museum of Prehistory in Halle.

The latest find of a mammoth skeleton was discovered and partly excavated in summer 1975, the remaining part in 1985, in the Gerhartsreiter Graben near Siegsdorf in Bavaria. The bones are excellently preserved, they are from a ca. 50 year old bull that stood 3,6 meters at the shoulders. The large size rather argues in favour of a Rissian age, but according to ERS dates it was only ca. 47000 years old. The Siegsdorf mammoth was published by ZIEGLER (1994). A cast is mounted in the Natural History Museum of Siegsdorf.

Discovery and excavation of the Rottweil mammoth.– In July 1967 elephant bones were discovered in an excavation of an Eucharistine monastery at the Krummer Weg in Rottweil by Dr. K. Münzing, then geologist at the Geological Survey of Baden-Württemberg. The bones were recovered and brought to the Natural History Museum in Stuttgart by U. Flügge and E. Schmid from the museum staff.

The coordinates of the site on the topographical map 1:25000, sheet 7817 Rottweil are: r 3471920, h 5335500, surface 631 m above sea level, bottom of the excavation ca. 626 m above sea level (MÜNZING 1968). The site is situated some 80 m above the present level of the river Neckar. The deposits also yielded old gravels of the Neckar. Because of their high location with respect to the present level of the Neckar these gravels were thought to be deposits of a pre-Rissian glacial, i. e. of Early to Middle Pleistocene age (MÜNZING 1974). The elephant, accordingly, would have a similar age. The accompanying molluscs and ostracodes indicate an open environment, the presence of water and overall glacial climate conditions. But they yield no information about which glacial is concerned (MÜNZING 1968, 1974). Thus much hope was pinned on the elephant in order to clarify the chronological position of these gravels.

In the year of the excavation, the find was reported in local newspapers. There one could read that the elephant was expected to be very old. K MÜNZING gave an estimate of 800000 years to one million years.

Unfortunately no teeth of the elephant have been found. Teeth are the most characteristic part for the determination of elephant remains. It is no problem to distinguish mammoth from straight-tusked elephant by means of well-preserved teeth. As the molluscs indicate glacial conditions, the elephant remains are expected to belong to *Mammuthus* and not to *Palaeoloxodon antiquus*. At first glance the small size is the most conspicuous feature of the postcranial bones.

Aim and methods.– Here a complete documentation of the Rottweil mammoth is presented. The state of preservation of each postcranial bone is outlined and a concise description is given. Characteristic mammoth features are pointed out, if preserved. All bones are measured and compared with the correspondent bones of published mammoth skeletons. The biostatigraphic implications are discussed.

All measurements are presented in the tables. Most limb bone measurements are taken according to VAN DEN DRIESCH (1976). To enable comparison with published evidence, the measurement definitions of TOEPFER (1957) for the Pfännerhall mammoth, especially for the forefoot and the hindfoot, are followed widely. The measurements and abbreviations are explained at the end of each table. For bones, where measurement points are situated at different planes, i.e. carpals and tarsals, a measuring box was used. All measurements are given in mm. Measurements in brackets mean that only a small part of the specimen is missing and that the measurement is quite reliable. In case of greater missing portions the measurement is rather an estimation and is characterized by "~". As the terms length, depth and width or breadth are often used in a wrong way, a short explanation is given. In the limb bones the length always is measured in proximo-distal direction. The breadth or width is measured in all bones in medio-lateral direction. The height is measured in all bones of the skull, of the axial skeleton and of the girdles in dorso-ventral direction. Finally the depth is measured in all limb-bones distal to the girdles in cranio-caudal or in dorso-plantar or in dorso-palmar direction, respectively.

Most comparative measurements are taken from the references, except Steinheim, where the measurements of the foot bones have been taken by myself. In the comparisons the following (partial) skeletons are included: Ahlen (SIEGFRIED 1959), Borna (FELIX 1912), Polch (KOENIGSWALD 1989), Siegsdorf (ZIEGLER 1994), Steinheim (DIETRICH 1912), Pfännerhall (TOEPFER 1957), Arques near Saint-Omer in NW France, better known as mammoth from Aa (PONTIER 1913) and skeletons from some Siberian localities (GARUTT 1964). The Holocene dwarf mammoth from the Wrangle Island are excluded from the comparisons because they are distinctly smaller (VARTANYAN et al. 1993). There are further mammoth skeletons or partial skeletons in Europe, e. g. the specimen from Niederwenigen, Switzerland, which is mounted in the Zoological Museum of the University of Zürich. But this skeleton, reported by LANG (1892), is composed of several individuals and no measurements are published. The well-known Condover mammoth, excavated 1986 at Condover, Shropshire in west central England, cannot be included in the comparisons because it is not yet published in detail (COOPE & LISTER 1987; LISTER 1993). The same is true for the mammoth of Lierre in Belgium and from Gewande in the Netherlands (MOL 1984). For an overview of the mammoth skeletons in Europe and additional information see MOL & VAN ESSEN (1992).

The remains of the Rottweil mammoth are stored in the Natural History Museum of Stuttgart under the catalog number SMNS 34157.

Acknowledgements

I would like to express my cordial thanks to Dr. J. Weinstock for improving my English, to Mrs. U. Walter for preparing the bones and to Mrs. R. Harling for taking the photos. I extend my gratitude to Dr. G. Bloos for discussion of geologic problems and for the editorial work as well as to Prof. H.-P. UERPMANN for arranging the attempt to get an absolute date.

2. The postcranial skeleton

Preserved material.– There are neither teeth nor other cranial remains. From the vertebral column only the corpora of three cervical vertebrae posterior to the axis and of the first thoracal vertebra are preserved. Three or four fragmentary dorsal vertebrae are still encased in two blocks of matrix. Further postcranials are: one nearly complete rib and two costal fragments, fragments of the left and right scapula, left humerus, left ulna, fragment of the left radius, all carpals and metacarpal II-V of the left fore-foot, acetabulum and some fragments of the left pelvis, left femur, right femur with the distal end only partly preserved, left patella, the nearly complete left tibia, the right one without proximal end, left fibula, distal half of the right one, all tarsals of both hind-feet, left metatarsals I-V, right metatarsals I-III, proximal half of right metarsal IV, 11 phalanges 1, 9 phalanges 2, 1 phalanx 3 and 21 sesamoids.

As the vertebrae yield no further information, they will not be treated in more detail.

Ribs.– One corpus fragment (preserved length 62 cm) is bilaterally compressed and represents the second to fifth rib. Another fragment without proximal end (preserved length 74 cm) is medially flat and laterally slightly convex. It represents a rib posterior to the fifth and anterior to the ninth. In a nearly complete rib (preserved length 98 cm) only a bit of the distal end is broken away. The corpus costae is biconvex, thus having an ovoid cross-section. On the caudal face of the angulus there is a moderately deep sulcus costae. Caput and tuberculum costae are separated by a long collum. In the angular part the cross-section is more trapezoidal. The cranial and caudal articular facets of the caput are separated by a broad sulcus capitis costae. This specimen represents the seventh to ninth right rib.

Scapula.– From the left scapula the glenoid fossa and the portion along the spine is preserved, the spine itself being broken off. The fossa supraspinata is completely missing, and the fossa infraspinata is missing to a great extent. The scapula was, as were nearly all limb bones, fragmented into many pieces which were subsequently put back together. Nevertheless its height can be roughly measured. From the right scapula only the proximal portion of the spine is preserved. The height of the scapula along the spine in the Rottweil mammoth is the smallest ever measured in a mammoth. In the length of the glenoid fossa it exceeds the Beresovka and the Taimyr mammoth, in the width the mammoth from Aa (see table 2).

Humerus.– The left humerus is nearly complete. Only the proximal part and portion of the corpus are partly restored. In its overall aspect it is more slender than in the straight-tusked elephant. On the lateral face of the mid-shaft there is no fossa, which often can be seen in the straight-tusked elephant and which serves as insertion for the deltoid muscle (KROLL 1991). Instead, here is a broad deltoid tuberosity, extending from the mid-shaft to the teres tuberosity. The caput is elongated craniocaudally and exceeds the major tubercle proximally. The distance from the lower margin of the trochlea to the upper end of the lateral epicondylar crest (suppinator crest) is about one third of the total length of the humerus. This specimen is by far the smallest of the compared mammoth humeri, except one specimen from Sanga-Yurakh in Siberia which is even smaller. But in the breadth of the trochlea it exceeds some Siberian specimens. Accordingly, the humerus of the Rottweil mammoth is somewhat stouter than in the mammoths of Lena, Beresowka and Taimyr.

Ulna.– Only the left ulna was found; it is in a very fragmentary condition. The medial part of the olecranon, the lateral coronoid process, and the craniolateral face of the shaft are missing. Nevertheless the greatest length can be measured with some confidence. Compared with the ulna of the straight-tusked elephant it is a slender bone. The short olecranon process is directed proximo-caudally and terminates in a rugose tuberosity. The concavity from above downwards of the incisura trochlearis is accentuated by the projecting anconaeus process. It is nearly flat from side to side. At the distal articulation there is the triangular facet for the triquetrum and the small, proximo-medially directed lunar facet. The ulna is the smallest of all European mammoth skeletons. Only the ulnae of the Beresovka, the Taimyr, the Sanga-Yurakh and the Kemel mammoths are even shorter.

Radius.– Only the distal two thirds of the left radius are preserved. The caudal face of the mid-shaft is very rugose. The distal end bears the articulation surface for the scaphoid and the medial part of the lunar. There are not many measurements of mammoth radii available for comparison; however, the few ones of the Ahlen, Siegsdorf, Steinheim and Aa mammoths are distinctly larger.

Scaphoid (Os carpi radiale, Cr).– In medial view this completely preserved bone is trapezoidal with proximally converging palmar and dorsal margins. The palmar border of the scaphoid is nearly straight. The radial facet is in outline a little more than half of a rough circle, slightly concave and slanted dorsally ca. 45°. Accordingly, it is more inclined than in *Palaeoloxodon antiquus* (cf. Andrews & Cooper 1928, pl. II/1a). This facet is equally inclined in *Mammuthus primigenius fraasi* from Steinheim. Thus the angle of the radial facet seems to be a good criterion to distinguish *Mammuthus* from the straight-tusked elephant. In dorsal view, the radial and upper lunar facets form a right angle. The facets for CI, CII and CIII form a continuously curved surface. The magnum portion of this surface extends more proximally than in *P. antiquus*. The Rottweil specimen is in all measurements distinctly smaller than those used for comparison.

Lunatum (Os carpi intermedium, Ci).– In proximal and distal views this bone is roughly triangular in outline. The radial facet occupies nearly the whole proximal surface. At the dorso-lateral corner there is the small, oval ulnar facet. Both facets meet at an obtuse angle of ca. 130°. The obtuse angle between radial and ulnar facets seems to be typical of *Mammuthus*, as it can be observed in some small lunati from the SMNS collection and in *Mammuthus primigenius fraasi* from Steinheim. In *P. antiquus* the radial facet makes a right angle with the ulnar facet (cf. Andrews & Cooper 1928: 8, pl. III/2a). About two thirds of the distal surface are for the articulation with magnum, the medial third articulates with the trapezoid. This means a large degree of overlap between lunatum and trapezoid. But there are no separate facets for magnum and trapezoid. The degree of overlap can only be observed by matching the bones. There is only a slight overlap in *P. antiquus* and in earlier members of the *Mammuthus* lineage. On the medial face there is proximally the long upper scaphoid facet and distally, close to the dorsal margin, the rhomboid lower scaphoid facet. Opposite to the latter, on the lateral side, there is the oblong facet for the cuneiform. The lunatum is in all measurements distinctly smaller than in all other German *Mammuthus* skeletons. There are no published measurements of these bones for the Siberian mammoths.

Cuneiform (Triquetrum, Os carpi ulnare, Cu).– The ulnar facet forms a right-angled triangle with the right angle in the medio-palmar corner. It is convex from medial laterally and slightly concave from dorsal palmarly. The small facet for the pisiform on the palmar face of the bone is a semi-oval and joins the ulnar facet. The largest articulation facet is that for the unciform on the distal face of the bone. It joins the small elongated lunar facet. There are no significant morphological differences between the cuneiforms of *Mammuthus* and *Palaeoloxodon antiquus*, but the latter are distinctly larger than in the mammoth. The cuneiform of the Rottweil mammoth is the smallest known. Only the breadth of the ulnar facet appears to be smaller in the Borna mammoth, where this bone was partly corroded. Obviously, either FELIX's (1922) estimation was too conservative or the published measurement is a printing error.

Pisiform (Os carpi accessorium, Ca).– The bone is curved with a tuberosity on its distal end and terminating proximally in a small ulnar facet. This facet is rounded in its palmar portion and has a right angle in its dorso-medial corner. The ulnar facet makes an angle of ca. 100° with the tongue-shaped cuneiform facet. This facet extends over roughly one third of the total length of the bone. Obviously it is rather variable being similar in the straight-tusked elephant of Upnor (cf. ANDREWS & COOPER 1928, p. IV/2) and in the mammoth of Pfännerhall (see TÖPFER 1957, pl. XV1/1). In the Steinheim mammoth the cuneiform facet is trapezoidal with the long axes extending dorso-plantarly. The pisiform of the Rottweil mammoth is by far the smallest of all published German mammoths. There are no published measurements of the Siberian mammoths.

Trapezium (Os carpale primum, CI).– The trapezium is a stout bone; in the Rottweil specimen a small portion proximo-lateral to the Mc I facet is missing. The radial facet is somewhat trapezoidal with a rounded ledge bordering the trapezium. It makes a right angle with the trapezium facet. This facet also is trapezoidal and has a marked proximo-palmar elongation. The angle between the trapezium facet and the small tongue-shaped facet for the MC II is approximately 135°. The flat to slightly convex facet for the Mc I is a half-circle with a straight lateral margin and a small portion of the lateral side missing. In *P. antiquus* this bone seems to be shorter and stouter and the angle between the trapezium facet and the facet for the Mc II is more obtuse (see ANDREWS & COOPER 1928, pl. IV/3). Additionally it is much larger than in the mammoth. The trapezium of the Rottweil mammoth is distinctly smaller than the Steinheim and Pfännerhall specimens. The mammoth of Aa compares well with the Steinheim mammoth in the proximal breadth but it is even shorter than in the Rottweil specimen. Accordingly, the Aa trapezium is very stout.

Trapezoid (Os carpale secundum, CII).– The proximal surface is roughly triangular in outline and nearly flat. About two thirds serve as articulation facet for the scaphoid. The dorsolateral portion contacts the lunar, but no separate facet is developed. The trapezium facet is elongated proximo-distally on the dorsal border and tapers palmarly. The magnum facet is clearly divided into a square-shaped dorsal portion and a small, rounded palmar one. The distal facet for the Mc II is convex in mesio-distal direction and nearly flat in dorso-palmar direction. It is narrow palmarly and very broad on the dorsal border. In the straight-tusked elephant the two magnum facets usually are confluent (see ANDREWS & COOPER 1928, pl. IV/4), whereas they are divided in the Pfännerhall mammoth (see TÖPFER 1957, pl. XVI/6); however, the space between the two facets is not as far as in the Rottweil mammoth. The Rottweil trapezoid is by far the smallest of all known. Only the greatest depth of the trapezoid of the Aa mammoth seems to be inferior to ours (in the author's opinion the "longeur", the length, in Pontier 1913: 635, is actually the depth; otherwise this measurement makes no sense).

Magnum (Capitatum, Os carpale tertium, CIII).– Most of the trapezoidal proximal surface serves as an articulation facet for the lunar. Only a small medio-palmar portion articulates with the scaphoid and a small latero-palmar part with the cuneiform. The trapezoid facet on the medial face exactly reflects the corresponding facets of the trapezoid. They are also divided into a large dorsal and a small palmar portion. On the lateral face there is the rectangular proximal unciform facet, which is tapering dorsally, and a very small, elongated distal unciform facet. On the distal surface there is the rectangular facet for the Mc III, which is slightly tapering palmarly, and the somewhat narrower Mc II facet. Both facets do not differ in dorso-palmar extension, whereas in *P. antiquus* the Mc II facet is confined to the palmar half of the bone. The magnum of the Rottweil mammoth is, in all measurements, the smallest known. Only the greatest depth of the Aa mammoth is said to be inferior. However, its value, as given by Pontier (1913: 635) seems to be too small. Since Pontier (1913: 635) compared the "longeur" of the Aa mammoth (75 mm) with that of the Stuttgart mammoth (162 mm), which is correctly called the Steinheim mammoth, it seems certain that the "longeur" of Pontier is in fact the greatest depth.

Unciform (Uncinatum, Hamatum, Os carpale quartum, CIV).– This bone is the largest of all carpals. The trapezoidal proximal surface serves as articulation facet for the cuneiform. It is convex from medial to lateral and slightly concave from the dorsal to the palmar border. The medial facets for the articulation with the magnum exactly reflect the shape of their counterparts. Distally there are three confluent but well delimited facets for the metacarpals. The Mc III facet is rectangular and very narrow medio-laterally. The Mc IV facet is triangular with a palmarly directed peak and the Mc V facet forms a rough half-circle. There are no significant morphological differences between the unciform of mammoth and straight-tusked elephant, the latter being larger and more compact. Among the published mammoth unciforms, the Rottweil specimen is by far the smallest. In the SMNS collection there is one unciform from Bürstadt, that is even smaller. However, this specimen is very porous, thus indicating its provenance from a young elephant.

Metacarpals.– In contrast to the straight-tusked elephant, the metacarpals are relatively slender in the mammoth. The first metacarpal (Mc I) is not preserved. Judging from the distal articulation facet of the trapezium, the Mc I was primarily present and not eliminated.

The second metacarpal (Mc II) bears four facets on its proximal end. Dorso-medially there is the small semicircular facet for the Mc I. The medio-laterally concave trapezoid facet tapers palmarly and the rectangular facet for the magnum becomes slightly narrower dorsally. In the straight-tusked elephant of Upnor the magnum facet is confined to the palmar portion of the proximal end (Andrews & Cooper 1928: 11). Both carpal facets make an angle of 135° with one another, which is more obtuse than in the Upnor straight-tusker (105°). Proximo-laterally, the facet for the Mc III extends nearly over the whole depth of the bone, making an angle of ca 110° with the magnum facet. The shaft is triangular in cross-section and widens towards the distal end.

The third metacarpal is the largest. Proximo-medially and proximo-laterally, there are the elongated facets for the Mc II and Mc IV respectively. Most of the proximal end is occupied by the roughly rectangular magnum facet which is slightly convex from palmar to dorsal and concave from medial to lateral. It makes an angle of 105° with the narrow rectangular unciform facet, which also is slightly convex from palmar to dorsal. The shaft is trapezoidal in cross-section and becomes wider towards the distal end.

The fourth metacarpal is stouter than the third. The palmar corner of the proximal end is broken. The proximal surface is occupied by a slightly convex unciform facet, which tapers palmarly and is flanked by the elongated facets for the Mc II and Mc V. The facets for unciform and Mc V meet at about right angles, whereas the angle between unciform and Mc III facet is about 120°. The shaft is trapezoidal in cross-section.

The fifth metacarpal is short and deep and medio-laterally compressed. The concave unciform facet occupying the proximal end meets the facet for the union with the Mc IV at an angle of about 120°.

The metacarpals of the Rottweil mammoth are smaller than in the mammoths of Borna, Steinheim and Pfännerhall. Only the mammoth of Aa has even smaller and stouter metacarpals in spite of most other bones being distinctly larger.

Pelvis.– The pelvis is represented by a fragment of the left acetabulum with the pubis and two fragments of shaft and wing of the ilium. They do not yield further information nor any measurements.

Femur.– The femur is slender in overall-shape. Its head is nearly hemispherical and reaches farther proximally than the greater trochanter. The neck is short. The upper margin of the femur running from the greater trochanter to the neck is nearly perpendicular to the long axis of the bone. In the straight-tusked elephant this border usually is more concave because of the higher greater trochanter. There is no lesser trochanter and the trochanteric fossa is rather shallow. The shaft is compressed cranio-caudally, becoming more oval in cross-section only in the most distal part. The facies poplitea is trough-shaped. The medial condyle is larger – and especially deeper – than the lateral, both leaving a narrow intercondylaric fossa. The medial part of the trochlea projects more cranially than the lateral. The femur of the Rottweil mammoth is by far the smallest of all European and most Siberian mammoth skeletons. It exceeds in length only the femur of the mammoth of Sanga-Yurakh.

Patella.– The convex cranial face is rugose. A ridge divides the articular facet in a lateral and a slightly larger medial part, both being slightly concave. There are comparative measurements only from two mammoth skeletons, Rottweil being distinctly smaller than both Polch and Pfännerhall.

Tibia.– At the proximal end the facet of the medial condyle is slightly concave and oval in outline, the long axis directed dorso-plantarly. The lateral facet is smaller and subsquare to rounded and at a lower level than the medial one. The tuberosity at the proximo-dorsal end of the shaft has a deep and wide sulcus. The concave cochlea has a straight dorsal border and describes a half-circle. A small tongue-shaped, flat facet for the malleolus of the fibula makes an angle of 135° with that for the astragalus. The small proximal facet for the fibula is oval. Mammoth tibiae usually are smaller than in the straight-tusked elephant, the Rottweil specimen being the smallest of all known mammoth tibiae.

Fibula.– The shaft is slightly bent and distorted. It widens out towards the proximal end with the small, rounded and flat facet for the articulation with the tibia. The distal end is massive and bears proximally the small facet for the tibia and, more distally, the facets for the astragalus and the calcaneus. The Rottweil fibula is smaller than in any other known mammoth , and thus also much smaller than in the straight-tusked elephant.

Astragalus.– It is a broad and compact bone with a tibial facet rectangular in outline and slightly concave from side to side. On the medial side there is a large knob bearing the proximal half of the sustentacular facet on its plantar side. This knob extends a little more proximally than the tibial facet. The sustentacular facet itself is semicircular in outline and extends further proximally than the subtrapezoidal lateral calcaneal facet. Both calcaneal facets are quite variable in outline. The navicular facet is convex from side to side and makes an angle of ca. 110° with the sustentacular facet. According to ANDREWS & COOPER (1928: 15, pl. VI) in *P. antiquus* the sustentacular facet does not extend as far proximally as the lateral calcaneal facet and the proximo-medial knob also extends further proximally. However, these criteria are not consistent. The astragali of *P. antiquus* and *M. primigenius* are best distinguished by the smaller size of the latter. The Rottweil astragali are the smallest of the known European mammoth skeletons. Only in its greatest breadth the Rottweil specimen is larger than the astragalus of the Aa mammoth.

Calcaneus.– The calcaneus is a very compact bone. The tuber is short and deep and strong tuberosities are developed along its proximal and plantar sides. The astragalar facets exactly fit the corresponding facets of the astragalus, the sustentacular facet being slightly undulated, whereas the medial two thirds of the lateral facet are flat. The fibular facet makes an angle of ca. 120° with the lateral astragalar facet. The groove between the two facets widens distally. The cuboid facet is flat, becoming slightly concave only towards the plantar border. In *P. antiquus* this facet is concave dorso-plantarly. The small, medio-laterally elongated navicular facet makes an angle of ca. 130° with the sustentacular facet. This navicular facet varies in outline from circular to more or less elongate in most elephants. Therefore it cannot be considered a valuable distinguishing criterion. On the whole, the Rottweil calcaneus is conspicuous because of its small size. It is distinctly smaller than in the other published mammoth skeletons and than in *P. antiquus*.

Navicular (scaphoid, os tarsi centrale, Tc).– On the whole, the naviculars of the different elephant species look quite similar. The astragalar facet is strongly concave and oval to tongue-shaped in outline. It makes an angle of ca 130° with the small semicircular calcaneal facet on the medio-plantar side of the bone. The distal surface is strongly convex and the facets for the distal tarsal are well delimited. Meso- and ectocuneiform are more or less continuous, i. e. lying in the same plane, whereas the cuboid facet and the entocuneiform facet make angles of ca. 150° with their neighbouring facets. The Rottweil specimens are much smaller than in straight-tusked elephants and in the published mammoth skeletons of Europe.

Cuneiforme primum (entocuneiform, os tarsale primum, T I).– The bone as a whole is bilaterally compressed; it has a convex dorsal ledge and a concave plantar face. At the proximal end there is the flat, oval facet for the navicular, inclined plantarly, which makes an angle of ca. 120° with the elongated facet for the mesocuneiform. Distally, the facet for the first metatarsal is nearly flat and oval and raises plantarly. Thus proximal and distal surfaces make an angle of ca. 40°. The entocuneiforms of the Rottweil mammoth are the smallest known.

Cuneiforme secundum (mesocuneiform, os tarsale secundum, T II).– It is a small triangular bone with a concave navicular facet and a nearly flat facet for the second metatarsal. Near the proximal end, there are facets for the neighbouring ento- and ectocuneiform. Plantarly, the bone terminates in a bony knob. Both the right and left Rottweil specimens are smaller than in the mammoths of Ahlen, Borna, Pfännerhall and Steinheim.

Cuneiforme tertium (ectocuneiforme, os tarsale tertium, T III).– The lateral cuneiform is the largest of the three cuneiforms and in outline it is quite similar to the second one. But the distal surface articulates with the second and the third metatarsal. The navicular facet on the proximal surface is slightly concave. On the lateral face there are two facets for the cuboid, the proximal one extending from dorsal nearly to the plantar end, the distal one being restricted to the dorsal half. On the medial face there is the narrow but deep facet for the entocuneiform. The triangular facet for the third metatarsal on the distal surface is slightly convex from side to side and makes an angle of ca. 130° with the narrow facet for the second metatarsal. There are no known morphological differences between the various elephant species. However, the Rottweil specimens are distinctly smaller than in the straight-tusked elephant and smaller than in any known mammoth.

Cuboid (os tarsale quartum, T IV).– The cuboid is equilaterally triangular in outline with a straight dorsal face and a bony knob as plantar termination. On the proximal surface there is the slightly concave facet for the navicular, united in its latero-plantar side with the also slightly undulating calcaneal facet. On the distal surface, the facets for the fourth and fifth metatarsal are confluent, the latter lying more distally. A deep pit divides the plantar knob from the facets. The bony knob does not project as far plantarly as in the straight-tusked elephant. The Rottweil specimens are distinctly smaller than in *P. antiquus* and in other published mammoths.

Metatarsals.–The first metatarsals are only rarely preserved in fossil elephant skeletons. In our skeleton both the left (partly damaged) and the right (complete) are present. The bone terminates in a distal tuberosity without facet for a phalanx; consequently there was none. The facet for the first tarsal is circular and flat. The only published first metatarsal of a mammoth, the Steinheim specimen, is much larger. The mt I of *P. antiquus* can also be expected to be distinctly larger.

In the second metatarsal the upper surface is divided by a ridge into a large facet for the mesocuneiform and a smaller one for the ectocuneiform. On the medial face of the shaft, beneath the upper end, there is a small bump with an oval facet for the entocuneiform.

The third metatarsal is the longest and most slender in the metatarsal series. On the proximal surface there is the triangular, nearly flat facet for the ectocuneiform. Perpendicular to it there are the facets for the neighbouring metatarsals. The shaft is triangular in cross-section.

The fourth metatarsal roughly resembles the third but it is more stout.

The fifth metatarsal is very stout and has a distal facet for the articulation with a phalanx. The proximal oval facet for the mt V is nearly flat. On the lateral face of the shaft there is a bony knob.

All the metatarsals from Rottweil are smaller than in *P. antiquus* and in any published mammoth. In the Stuttgart collection there are no mammoth metatarsals of a similar small size.

Phalanges.– Only the first phalanges can be assigned to a certain digit of the fore- or hind-foot. From the first phalanx of the fore-foot the second, third and fourth digit of the left side, and the fifth digit of the right side are present. As the first metacarpal is not preserved, it cannot be decided whether it had a distal articulation facet for the first phalanx. Consequently there is no information about the presence of a first phalanx of the first digit – the thumb – in the Rottweil mammoth. Obviously the compact layer of the bone is very thin. In nearly all phalanges the compacta is partly missing, thus exposing the spongiosa. The fore-foot phalanges are larger and more massive than the posterior ones. Among the three anterior middle phalanges the third is the stoutest. In all, the proximal facet is slightly concave from the front backwards. In the phalanx 1/II the proximal facet is inclined laterally, in phalanx 1/III and 1/V medially. Phalanx 1/IV is the most symmetric one. In the posterior first phalanges the second shows a medially inclined proximal articulation facet, the fifth a laterally inclined one. The third and forth are very similar and can hardly be distinguished. As the phalanx 1/V of the hind-foot has a distal articulation facet, there must have been a second phalanx for the fifth digit. The first metatarsal has no distal articulation facet. Consequently, the first phalanx or big toe is not lost but primarily missing as generally in mammoths.

In all second phalanges the proximal articulation facet is slightly concave from the front backwards and inclined dorsally. They cannot be assigned with certainty to the fore- or hind-foot nor to a certain digit. The larger ones are the anterior. Two show a distal articulation face for a third phalanx. They certainly represent the phalanx 2/III, because only the third digit has a phalanx 3. As both strongly differ in size, the larger one is probably anterior and the smaller one posterior.

There is only one third phalanx. It is knob-shaped and shows a nearly flat proximal surface.

The phalanges are very variable in shape and therefore not proper to distinguish species. Measurements are also only rarely published. The hind-foot phalanges 1/IV and 1/V of the Pfännerhall mammoth, the only comparable to ours, are distinctly larger. In the Steinheim mammoth the phalanges are also larger.

Sesamoids.– The sesamoids have a more or less concave facet and are knob-shaped. Due to their high variability in size and overall-shape they are irrelevant for species recognition.

3. Age of death and gender

There is plenty of literature about age determination of extant elephants by means of dental progression and wear (e. g. JACHMANN 1988, LAWS 1966, ROTH & SHOSHANI 1988, SIKES 1967). Usually the results of these authors are applied to determine the age of mammoths from dental remains. However, until recently, little was known about postcranial age determination of European Pleistocene elephants when dental remains are unavailable.

The long-bone epiphyses of the mammoth fused, as in extant elephants, over an extended period of time. This retarded epiphyseal fusion is the reason why in elephants the skeleton continues to grow for a long time in the adult life. When the epiphyses become fused to the shaft by ossification of the growth zone no further increase in length of the bones is possible. Different epiphyses of the skeleton fuse at different times. It is known that in all mammals the epiphyses fuse in a fairly predictable order and rate through life. There are some differences in pattern of epiphyseal fusion between the two living elephant species (ROTH 1984). In the extant *E. maximus* the proximal epiphysis of the ulna becomes fused before the distal epiphysis of the femur and both tibial epiphyses; in *Loxodonta africana* the order is reversed.

Lister (1999) established the order and timing of fusion in the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*. He utilised a series of complete or nearly-complete mammoth skeletons from Europe and Siberia of different ontogenetic ages with associated dentitions. The ontogenetic age was estimated by comparison with the known pattern of dental eruption and wear in living elephants (Laws 1966, Jachmann 1988, Roth & Shoshani 1988). Then the mammoth skeletons were aged by means of their mandibular dentitions using the schemes of Laws (1966) and Jachmann (1988) for the African elephant and Roth & Shoshani's (1988) scheme for the Asian elephant. As African elephant and mammoth differ in total plate count, the number of worn plates has been converted for use with the mammoth teeth (for details see Lister 1999). The dental stage of mammoth skeletons, based on the mandibular teeth was then tied to the absolute age scale provided by studies on living species. The differences and similarities in order of epiphyseal fusion among the two living elephant genera and *Mammuthus* are listed in Lister (1999, tab. 3). This study is highly relevant for the ageing of skeletons without dental remains, like the Rottweil specimen. One has to find out the state of epiphyseal fusion and then compare it with the skeletons where both state of epiphyseal fusion and dental progression – and thus the dental age – are known.

In the mammoth the last epiphyses to fuse are the distal ones of radius and ulna. In the Rottweil mammoth the junctions between epiphyses and diaphyses of all preserved limb-bones are well fused, and the sutures are fully obliterated. As the distal radius and ulna are also preserved and show fused epiphyses, we can conclude that the Rottweil mammoth was fully adult. All known mammoth skeletons with this state of epiphyseal fusion have an M_3 in wear corresponding at least to Law's age class XXIII-XXV (see Lister 1999, tab. 2), e. g. the Lena mammoth. This age class corresponds to a dental age of 43–47 African elephant years or 45–50 Asian elephant years. However, we have to take into account that most of these mammoth skeletons are from males. There is a sexual variation in epiphyseal fusion, which means that among living elephants, males continue to increase in body height to a greater age than females. Consequently the epiphyses in females may fuse at an earlier age than in males. In the African elephant the long-bone epiphyses fuse between 6 and 12 years later in males than in females (Haynes 1991); according to Laws et al. (1975) males continue to grow until around 45, whereas females cease growth in height by the age of 25. Similar ages can be obtained for female Asian elephants. In the males, in contrast, growth in height comes to an end in the mid thirties.

The elements which are most helpful in gender determination are either too fragmentary (pelvis) or missing (skull) in the Rottweil mammoth; thus the only criterion available is body size. The small size of the individual argues strongly in favour of a female. Assuming that this is indeed the case, this individual died not before its mid-twenties. If it was a male – which is not very probable – it would have lived at least until its mid-thirties.

4. Size

In domestic animals it is possible to assess the withers height of an individual from the length of isolated long bones. For this purpose the greatest length of a long bone is multiplied by a factor characteristic for each species. These factors have been calculated from large series of individuals with known height at the withers. Given the factors are based on long bones, the calculated withers heights represent fairly good approximations. The uncertainties concerning the calculation of the withers height from the length measurements of prehistoric animal bones are pointed out by VAN DEN DRIESCH & BOESSNECK (1974).

To assess the withers height for extinct Pleistocene mammals is even more problematic. There are no cadavers to find out factors. We only can measure the skeletal height of mounted skeletons. But there are not many finds of complete or almost complete skeletons with all the bones available that are relevant for the shoulder height. Sometimes, for the reconstruction of missing bones, the measurements of the corresponding bones of other individuals of similar size are used. Additionally, there are different ways to mount a skeleton, resulting in different skeletal heights. Consequently, we ought to be aware that the published skeletal (shoulder) heights of mammoths are only more or less reliable approximations of their real withers height.

In the Rottweil mammoth humerus, ulna, femur, tibia and fibula are preserved in complete length. The length measurements of these limb bones can be related to the corresponding measurements of other individuals with known skeletal (shoulder) height.

Using the Borna mammoth as a basis of comparison, the estimated shoulder height of the Rottweil specimen ranges between 238,5 cm (as calculated from the humerus) and 261,8 cm (as calculated from the femur). The arithmetical mean of all five related bones is 249,6 cm. The calculations of shoulder heights for the Rottweil mammoth were repeated using other specimens as the basis for the comparison (Pfännerhall, Ahlen, Lena, Beresowka, Kemel, Tura and Taimyr). The means range from 237,3 cm (Rottweil related to Pfännerhall) to 261,4 (Rottweil related to Lena). If we calculate the skeletal height of the Rottweil mammoth through comparison with the Tura specimen, we even only receive 224,9 cm as result. The long-bone measurements of the Tura mammoth do not fit the skeletal height of only 279 cm. Consequently, this value has been omitted in the calculation of the total mean based on all individuals available for comparison, which is around 250 cm. This value can be considered a fairly good approximation of the withers height of the Rottweil specimen.

This value would indicate that the Rottweil mammoth is by far the smallest of all known (published) European mammoths. It is also smaller than most Siberian mammoths and is underbid in size only by the Sanga-Yurakh specimen. From this partial skeleton no skeletal height is known (see GARRUT 1964, tab. 1) but the humerus, ulna and femur are shorter than in the Rottweil mammoth.

Among the many isolated elephant bones in the SMNS collection, collected from the gravel pits in the Upper Rhine area and not determined to species level, there are some long bones of similar small size: e. g. some scapulae, humeri and tibiae. It is assumed that they also represent female mammoths.

5. Biostratigraphic conclusions

As mentioned in the introduction, the elephant remains have been found along with old gravels of the Neckar some 80 meters above the present level of this river. This means that much time elapsed since the deposition of these gravels. However, the bones and part of the gravels have been deposited in pockets of the basic gypsum (Grundgips), that originated from the elution of the Gipskeuper. Consequently, the bones and gravels from the pockets are hollow fillings that are younger than the adjacent sediments, and thus do not contribute to the fluvial history of the Neckar and the Eschach, nowadays a tributary, which flows into the Neckar in Bühlingen, about 2 km south of the centre of Rottweil.

As the bones did not yield a measurable content of carbon, it was not possible to obtain a ^{14}C date. However, the elephant itself is biostratigraphically relevant.

The elephant bones, without any doubt, are referable to *Mammuthus primigenius*, and their small size argues in favour of a female gender. The Rottweil mammoth is the smallest mammoth that has ever been found (and published) in Europe and in the shoulder height it is also smaller than the Siberian ones, except the dwarf mammoths with less than 2 m shoulder height. Among the "normal" mammoths only the Sanga-Yurakh mammoth is smaller. Small mammoths are typical of the last glacial and their remains have not been found from times before the last glacial. From the viewpoint of size it is assumed that the mammoth was a female that roamed the Rottweil area in the Wuermian.

6. References

CLAUS, H. (1978): Die geologisch-paläontologische Erforschung der Burgtonnaer Travertinlagerstätten. – Quartärpaläontologie, **3**: 9–41, 1 tab., pls. 1–8; Berlin.

COOPE, G. R. & LISTER, A. M. (1987): Late-glacial mammoth skeletons from Condover, Shropshire, England. – Nature, **330**: 472-474, 3 figs.; London.

DIETRICH, W. O. (1912): Elephas primigenius Fraasi, eine schwäbische Mammutrasse. – Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württ., **1912**: 42–106, 26 figs., 2 pls.; Stuttgart.

DRIESCH, A.VAN DEN (1976): A Guide to the Measurement of Animal Bones. – Peabody Museum, Bulletin, **1**: 1–135, 61 figs.; Cambridge/Mass.

DRIESCH, A.VAN DEN & BOESSNECK, J. (1974): Kritische Anmerkungen zur Widerristhöhenberechnung aus Längenmaßen vor- und frühgeschichtlicher Tierknochen. – Säugetierkdl. Mitt., **22**: 325–348; München.

FELIX, J. (1912): Das Mammuth von Borna. – Veröffentl. städt. Museum Völkerkde., **4**, 52 pp., 9 figs., 8 pls.; Leipzig.

GARRUT, W. E. (1964): Das Mammut – *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). 140 pp., 82 figs. (Die neue Brehm-Bücherei); Wittenberg.

GARRUT, V. E. & NIKOLSKAJA, V. N. (1988): Über das Skelett vom Steppenelefanten aus Edersleben. – Beitr. Heimatforsch. Sangerhausen, Veröff. Spengler-Museum Sangerhausen, **9**: 3–13, figs. 1–6; Sangerhausen.

HAYNES, G. (1991): Mammoths, mastodonts, and elephants. Biology, behaviour, and the fossil record. 413 pp.; Cambridge (CambridgeUniversity Press).

JACHMANN, H. (1988): Estimating age in African elephants: a revision of Law's molar evaluation technique. – Afr. J. Ecol., **26**: 51-56, 5 figs.; Nairobi.

KOENIGSWALD, W. VON (1989): Das Mammut von Polch bei Mayen (Eifel). – Eiszeitalter u. Gegenwart, **39**: 87–97, 8 figs., 3 tabs.; Hannover.

KROLL, W. (1991): Der Waldelefant von Crumstadt. Ein Beitrag zur Osteologie des Waldelefanten, *Elephas* (*Palaeoloxodon*) *antiquus* FALCONER & CAUTLEY (1847). Diss. Univ. München (Photodruck): 104 p., 21 figs., 66 tabs., 31 pls.; München.

KRUTSCH, W. (1953): Ein eiszeitliches Elefantenskelett im Spenglermuseum Sangerhausen. – Natur und Heimat, **4**: 114–116, 2 figs.; Berlin.

LANG, A. (1892): Geschichte der Mammutfunde von Niederweningen. – Neujahrsblatt naturforsch. Ges., **94**; Zürich.

LAWS, R. M. (1966): Age criteria for the African elephant, *Loxodonta a. africana*. - East African Wildlife Journal, **4**, 36 pp., 16 figs., 5 tabs.; Nairobi.

LAWS, R. M., PARKER, I. S. C. & JOHNSTONE, R. C. C. (1975): Elephants and their habitats. – Oxford (Clarendon).

LISTER, A. M. (1993): The Condover mammoth site: excavation and research 1986–93. – Cranium, **10**: 61–67, 7 figs.; Utrecht.

– (1999): Epiphyseal fusion and postcranial age determination in the woolly mammoth *Mammuthus primigenius*. – Deinsea, **6**: 79–87, 4 tabs.; Rotterdam.

MOL, D. (1984): Postcraniale skeletdelen an één individu van de mammoet uit Nederland. – Cranium, **1/2**: 47–49; Utrecht.

MOL, D. & VAN ESSEN, H. (1992): De mammoet. Sporen uit de Ijstijd. 139 pp., 64 figs.; Den Haag.

MÜNZING, K. (1968): Molluskenfaunen aus altpleistozänen Neckarablagerungen. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **10**: 105–119, 3 tabs.; Freiburg i. Br.

– (1974): Mollusken aus dem älteren Pleistozän Schwabens. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **16**: 61–78, 1 fig., 6 pls.; Freiburg i. Br.

PONTIER, G. (1913): Étude sur le Mammouth de l'Aa. – Bull. Soc. préhist. Franç., **10**: 621–646, 8 figs.; Paris.

ROTH, L. (1984): How elephants grow: heterochrony and the developmental stages in some living and fossil species. – J. Vert. Pal., **4**: 126–145, 6 figs., 6 tabs.; Oklahoma.

ROTH, V. L. & SHOSHANI, J. (1988): Dental identification and age determination in *Elephas maximus*. – J. Zool., **214**: 567–588, 7 figs. , 2 pls.; London.

SIEGFRIED, P. (1959): Das Mammut von Ahlen *Mammontheus primigenius* (BLUMENB.). – Paläont. Z., **33/3**: 172–184, 3 figs., pls. 19–22; Stuttgart.

SIKES, S. K. (1967): The African elephant, *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age. – J. Zool., **154**: 235–248, 3 figs., 4 pls.; London.

TOEPFER, V. (1957): Die Mammutfunde von Pfännerhall im Geiseltal. – Veröff. Landesmuseum Vorgesch. Halle, **16**, 57 pp., 11 figs., 24 pls.; Halle.

VARTANYAN, S. L., GARRUT, V. E. & SHER, A.V. (1993): Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. – Nature, **362**: 337–340, 3 figs., 1 tab.; London.

ZIEGLER, R. (1994): Das Mammut (*Mammuthus primigenius* BLUMENBACH) von Siegsdorf bei Traunstein (Bayern) und seine Begleitfauna. – Münchner geowiss. Abh., A, **26**: 49–80, 3 figs., 9 pls., 21 tabs.; München.

Author's address:

Dr. Reinhard Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail: rziegler@gmx.de

7. Tables

Tab. 1. Skeletons and partial skeletons of Pleistocene elephants from Germany. Key to the collections: QWSMF, Forschungsstation Quartärpaläontologie Weimar des Senckenberg Museums; GPIM, Geologisch Paläontologisches Institut der Universität Münster; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; SMS, Spengler Museum Sangerhausen; IPB, HMV, Heimatmuseum Verden; Institut für Paläontologie der Universität Bonn; LVSAH, Landesmuseum für Vorgeschichte Sachsen-Anhalt Halle; NMS, Naturkundemuseum Siegsdorf; HLMD, Hessisches Landesmuseum Darmstadt; GMH, Geiseltal Museum Halle.

Year of discovery	Species	Locality	Site	Age	Collection	Reference
1695	*P. antiquus*	Burgtonna	Travertine quarry	Eem	QWSMF	Claus (1978)
1908	*M. primigenius*	Borna	clay pit	Weichsel	destroyed	Felix (1912)
1910	*M. primigenius*	Ahlen	clay pit	Weichsel	GPIM	Siegfried (1959)
1910	*M. pr. fraasi*	Steinheim	gravel pit	Riss	SMNS	Dietrich (1912)
1930	*M. trogontherii*	Edersleben	gravel pit	Early Middle Pleistocene	SMS	Garutt & Nikolskaja (1988)
1936	*M. primigenius*	Polch	loess plain	Weichsel	IPB	Koenigswald (1989)
1953	*M. primigenius*	Pfännerhall	coal mine, loess cover	Saale	LVSAH	Toepfer (1957)
1967	*M. primigenius*	Rottweil	excavation	Würm	SMNS	this paper
1975	*M. primigenius*	Siegsdorf	Gerhartsreiter Graben	Würm	NMS	Ziegler (1994)

Tab. 2. Scapula, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Polch	Siegsdorf		Steinheim	Pfännerhall		Aa	Lena	Beresovka	Taimyr	Kemel
Side	dext.	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.	–	–	–	–	–
HS	(650)	880	870	–	(1000)	(1000)	1090	785	795	710	880	759	750	750
LG	(200)	220	210	210	234	230	220	205	207	200	207	191	194	–
BG	110	130	120	140	138	135	130	115	110	100	–	–	–	–

HS	Height along the spine
LG	Length of the glenoid cavity
BG	Breadth of the glenoid cavity

Tab. 3. Humerus, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Siegsdorf		Steinheim	Pfännerhall		Aa	Lena	Beresovka	Taimyr	Sanga-Yurakh	Kemel	Tura
Side	sin.	dext.	sin.	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.	dext	*	*	*	–	–	*
GL	805	1030	1080	–	1100	1270	1040	1042	840	970	870	854	725	910	1050
Bp	220	240	243	–	–	330	264	265	310	–	–	–	–	–	–
Dp	200	–	–	–	255	–	245	–	–	230	218	238	–	–	235
CD	350	–	–	450	440	–	374	360	–	–	–	–	–	–	–
SD	110	120	–	127	125	115	–	–	–	–	–	–	–	–	–
BT	201	245	240	–	–	265	234	229	–	191	151	161	–	–	208
Bd	237	300	284	–	–	320	285	278	310	–	–	–	–	–	–
Dd	159	–	–	195	190	–	175	177	–	–	–	–	–	–	–

GL	Greatest length
Bp	Greatest breadth of the proximal end
Dp	Depth of the proximal end
CD	Smallest circumference of the diaphysis
SD	Smallest breadth of the diaphysis
BT	Breadth of the trochlea
Bd	Greatest breadth of the distal end
Dd	Greatest depth of the distal end
*	Measurements from Siegfried (1959:182)

Tab. 4. Ulna, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Siegsdorf	Steinheim	Pfännerhall	Aa	Lena	Beresovka	Taimyr	Sanga-Yurakh	Kemel	Turga
side	sin.	sin.	sin.	sin.	dext.	*	–	–	–	–	–	–	–
GL	695	870	895	(1060)	1075	(900)	770	770	672	655	563	666	760
Dp	–	315	–	–	405	312	–	–	–	–	–	–	–
DPa	>186	–	–	266	–	–	–	–	–	–	–	–	–
SDO	139	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
SD	84	–	–	126	–	!342	–	–	–	–	–	–	–
Dd	168	173	200	–	220	234	–	–	–	–	–	–	–
Bd	138	–	–	–	140	172	220	–	–	–	–	–	–
DLu	100	–	–	–	–	125	–	–	–	–	–	–	–
BLu	92	–	–	–	–	115	–	–	–	–	–	–	–
DRad	~55	–	–	–	85	74	–	–	–	–	–	–	–

GL	Greatest length
Dp	Depth of the proximal end
DPa	Depth across the processus anconaeus
SDO	Smallest depth of the olecranon
SD	Smallest breadth of the diaphysis
Dd	Depth of the distal end
Bd	Breadth of the distal end
DLu	depth of the lunar facet
BLu	Breadth of the lunar facet
DRad	Greatest depth of the radial facet
*	measurements from both sides

Tab. 5. Radius, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Siegsdorf	Steinheim	Aa
Side	sin.	sin.	sin.	dext.	–
SD	40	–	–	–	–
CD	141	–	210	225	–
Bd	107	140	–	130	–
BFd	97	–	–	–	150

SD	Smallest breadth of the diaphysis
CD	Smallest circumference of the diaphysis
Bd	Breadth of the distal end
BFd	Breadth of the distal articular facet

Tab. 6. Scaphoid, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Polch	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	dext.	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	–
L1	111	–	–	–	157	–	–
L2	122	140	145	159	172	145	135
Dd	93	115	108	103	135	115	110
Bd	48	–	–	65	74	53	–
Bp	45	–	–	–	55	53	–

L1	Length perpendicular to the basis
L2	Length parallel to the palmar side
Dd	Greatest depth of the distal end
Bd	Breadth of the distal end
Bp	Breadth of the proximal end

Tab. 7. Lunatum, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Polch	Steinheim	Pfännerhall	Aa
Side	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	–
GL	67	78	83	100	81	–
Llat	67	–	–	95	81	–
Lmed	66	–	–	97	–	–
GBdo	118	137	142	164	135	–
GD	109	130	136	153	147	–
GBrf	99	106	–	117	108	140
GDrf	89	111	–	112	96	–
GBda	118	127	–	151	133	–
GDda	99	120	–	136	113	–

GL	Greatest length dorsal
Llat	Length at the vertex between ulnar and radial facet
Lmed	Length medial
GBdo	Greatest breadth dorsal
GD	Greatest depth perpendicular to the dorsal side
GBrf	Greatest breadth of the radial facet
GDrf	Greatest depth of the radial facet
GBda	Greatest breadth of the distal articulation
GDda	Greatest depth of the distal articulation

Tab. 8. Cuneiform, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Polch	Steinheim	Pfännerhall	Aa
Side	dext.	sin.	*	**	dext.	dext.	–
GL	60	65	–	75	76	72	70
GB1	117	170	172	154	181	?183	?210
GB2	94	–	(71)	–	127	126	110
GDuf	89	115	(104)	–	115	100	–
L2	49	–	66	–	69	54	–
GBap	66	–	–	–	100	–	90

*	measurements combined from left and right side
**	mean from left and right side
GL	Greatest length dorsal, at the middle
GB1	Greatest breadth parallel to the medial ledge
GB2	Greatest breadth of the ulnar facet
GDuf	Greatest depth of the ulnar facet
L2	Length dorsal, medial
GBap	Greatest breadth of the articulation for the pisiform

Tab. 9. Pisiform, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall
Side	dext.	sin.	dext.	dext.	dext.
GL	113	143	149	183	142
GBuf	28	–	–	–	29
GDuf	43	–	–	–	55
Bp	41	–	–	63	47
Dp	62	81	–	103	71
Bmid	39	–	–	51	41
Dmid	50	–	–	72	62

GL	Greatest length
Gbuf	Greatest breadth of the ulnar facet
GDuf	Greatest depth of the ulnar facet
Bp	Breadth of the proximal end
Dp	Depth of the proximal end
Bmid	Breadth at the mid
Dmid	Depth at the mid

Tab. 10. Trapezium, measurements in comparison

Site	Rottweil	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	dext.	dext.	dext.	–
GL	76,5	101	86	65
Bp	39,0	60	–	60
Dp	69,5	93	–	–
Bd	–	59	55	–
Dd	70,0	97	90	–

Gl	Greatest length parallel to the basis
Bp	Breadth of the proximal end
Dp	Depth of the proximal end
Bd	Breadth of the distal end
Dd	Depth of the distal end

Tab. 11. Trapezoid, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	dext.	sin.	sin	dext.	dext.	–
GL	54	–	59	69	58	–
GD	97	118	112	123	107	?85
GB	62	–	62	85	75	70
GDsf	87	–	97	115	97	–
GBsf	61	–	–	81	73	–
GDmf	44	–	57	62	50	–
GDIIf	76	–	–	(100)	55	–

GL	Greatest length medial
GD	Greatest depth medial
GB	Greatest breadth dorsal
GDsf	Greatest depth of the scaphoid facet
GBsf	Greatest breadth of the scaphoid facet
GDmf	Greatest depth of the magnum facet
GDIIf	Greatest depth of the Mc II facet

Tab. 12. Magnum, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	dext.	sin.	dext.	dext.	–
GD	122	135	162	141	?75
Ldo	71	80	96	86	–
Bpdo	75	77	122	92	105
Lpl	96	107	133	112	–
Bppl	84	100	123	104	–
Bdpl	54	62	78	74	–
Bddo	67	–	99	80	–

GD	Greatest Depth
Ldo	Length dorsal
Bpdo	Breadth proximal dorsal
Lpl	Length palmar
Bppl	Breadth proximal plantar
Bdpl	Breadth distal plantar
Bddo	Breadth of the distal articulation dorsal

Tab. 13. Unciform, measurements in comparison

Site	Rottweil	Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	dext.	sin.	dext.	dext.	dext.	–
Ldom	76	90	86	104	86	100
GBdo	107	140	133	130	134	–
GD	122	135	135	158	136	–
Lpl	100	–	107	133	116	–
GDap	90	–	110	132	114	–
GBap	93	–	117	125	107	–
GDmf	86	–	–	114	110	–
GLmf	50	–	–	76	70	–
GDIIIf	90	–	–	106	98	–
GDIVf	87	–	–	115	103	–
GDVf	81	–	–	96	93	–

Ldom	Length dorsal medial
GBdo	Greatest breadth dorsal
GD	Greatest depth
Lpl	Length palmar = greatest L
GDap	Greatest depth of the proximal articulation
GBap	Greatest breadth of the proximal articulation
GDmf	Greatest depth of the magnum facet
GLmf	Greatest length of the magnum facet
GDIIIf	Greatest depth of the Mc III facet
GDIVf	Greatest depth of the Mc IV facet
GDVf	Greatest depth of the Mc V facet

Tab. 14. Metacarpale secundum, Mc II, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	–
GL	152	186	227	188	130
GDp	84	108	128	123	–
Bp	65	68	93	80	–
Sd	51	58	82	70	50
Bddo	74	84	112	84	70
GDd	73	87	(108)	87	–

GL	Greatest length
GDp	Greatest depth of the proximal articulation
Bp	Breadth of the proximal articulation
SD	Smallest breadth of the diaphysis
Bddo	Breadth distal dorsal
GDd	Greatest depth distal

Tab. 15. Metacarpale tertium, Mc III, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	–
GL	174	213	247	208	145
GTp	92	113	128	117	
Bp	65	76	93	73	
Sd	56	64	84	62	55
Bddo	79	91	102	84	80
GDd	74	88	104	85	

Tab. 16. Metacarpale quartum, Mc IV, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	–
GL	154	192	243	198	130
GTp	83	101	120	(95)	–
Bp	74	77	106	?71	–
Sd	62	65	90	71	50
Bddo	82	89	114	87	65
GDd	77	81	110	91	–

Tab. 17. Metacarpale quintum, Mc V, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Aa
side	sin.	sin.	dext.	–
GL	130	174	217	130
GTp	76	94	130	–
Bp	67	77	112	–
Sd	50	62	73	50
Bddo	59	83	101	75
GDd	92	111	133	–

Tab. 18. Femur, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Polch	Siegsdorf	Steinheim	Pfännerhall		Aa	Lena	Beresovka	Taimyr	Tura	Sanga-Yurakh
side	sin.	dext.	dext.	*	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	–	–		–	–	–
GL	945	–	1240	1155	1250	1330	1420	1220	–	1100	1200	1030	1055	1294	915
Bp	294	297	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
BpwC	(275)	283	–	–	–	–	380	325	–	–	–	–	–	–	–
BTrm	–	(125)	–	–	–	–	–	280	–	–	–	–	–	–	–
DTrm	–	91	–	–	–	–	200	120	–	–	–	–	–	–	–
DC	140	138	183	–	190	435	200	–	–	–	175	145	150	166	–
CD	323	325	–	–	–	163	445	286	286	290	–	–	–	–	–
SD	126	128	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
DCol	>161	173	–	(211)	–	–	310	214	222	–	–	–	–	–	–
BCol	88	88	–	–	–	–	78	115	105	–	–	–	–	–	–
DCom	199	–	–	254	270	–	270	263	265	–	–	–	–	–	–
BCom	98	–	–	–	–	–	97	115	112	–	–	–	–	–	–
BdD	192	–	–	–	–	–	–	245	248	–	–	–	–	–	–
BdA	201	–	250	(235)	240	–	280	220	210	280	281	206	244	210	–

GL	Greatest length
Bp	Breadth of the proximal end
BpwC	Bp without caput
BTrm	Breadth at the trochanter major
DTrm	Depth at the trochanter major
DC	Depth of the caput
CD	Smallest circumference of the diaphysis
SD	Smallest breadth of the diaphysis
DCol	Depth of the lateral condyle
BCol	Breadth of the lateral condyle
DCom	Depth of the medial condyle
BCom	Breadth of the medial condyle
BdD	Breadth of the distal diaphysis
BdA	Breadth of the distal articulation
*	measurements from both sides

Tab. 19. Patella, measurements in comparison

Site	Rottweil	Polch	Pfännerhall
side	sin.	*	sin.
GL	111	155	147
GB	96	133	102
GD	67	–	87

GL	Greatest length
GB	Greatest breadth
GD	Greatest depth
*	measurements from both sides

Tab. 20. Tibia, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Polch	Siegsdorf	Steinheim	Pfännerhall	Aa	Lena	Beresovka	Taimyr	Tura
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	sin.	–	–	–	–	–
GL	540	–	680	680	690	800	820	678	640	675	590	552	670
Bp	181	–	252	–	265	255	285	220	230	256	220	226	260
SD	87	86	–	–	–	118	–	–	–	–	–	–	–
CD	248	245	–	–	–	341	375	318	280	–	–	–	–
Dd	116	118	–	–	160	163	–	150	–	–	–	–	–
Bd	160	162	243	178	200	197	228	197	–	–	–	–	–

GL	Greatest length	CD	circumference of the diaphysis
Bp	Breadth of the proximal end	Dd	Depth of the distal end
SD	Smallest breadth of the diaphysis	Bd	Breadth of the distal end

Tab. 21. Fibula, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Siegsdorf	Steinheim	Pfännerhall	Lena	Beresovka	Taimyr
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	sin.	–	–	–
GL	521	–	663	680	775	820	634	660	591	558
Dp	62	–	–	–	–	–	48	–	–	–
Bp	51	–	65	–	92	75	62	–	–	–
SD	34	34	–	–	–	–	97	–	–	–
CD	110	110	–	–	–	150	–	–	–	–
Dd	97	99	–	118	–	140	98	–	–	–
Bd	58	60	?121	69	126	90	106	–	–	–

GL	Greatest length	CD	Circumference of the diaphysis
Dp	Depth of the proximal end	Dd	Depth of the distal end
Bp	Breadth of the proximal end	Bd	Breadth of the distal end
SD	Smallest breadth of the diaphysis		

Tab. 22. Astragalus, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Polch	Steinheim		Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	sin.	dext.	dext.	–
GB	143	143	164	164	174	191	(190)	157	140
GL	117	121	–	149	154	166	166	133	130
GDm	90	85	?70	109	103	129	123	95	90
BT	114	115	–	121	–	160	151	114	–
LT	96	98	–	120	–	132	131	115	–
Bnf	114	118	–	–	–	155	–	125	–
Dnf	61	62	–	73	–	85	85	72	–
Bcf	128	133	–	137	156	160	160	144	–
Lcf	81	82	–	120	110	116	116	101	–

GB	Greatest breadth
GL	Greatest length
GDm	greatest depth medial
BT	Breadth of the trochlea
LT	length of the trochlea
Bnf	Breadth of the navicular facet
Dnf	Depth of the navicular facet
Bcf	Breadth of the calcaneal facet
Lcf	Length of the calcaneal facet medial

Tab. 23. Calcaneus, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Polch	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	dext.	–
GL	171	170	–	219	201	280	211	230
GB	141	140	190	159	–	200	165	–
BTu	81	80	105	–	–	96	137	–
Baf	130	128	–	–	156	170	145	–
Laf	85	90	–	–	110	99	102	–
Lcfaf	101	100	–	–	–	145	–	–
Llf	73	72	–	–	–	101	101	–
Blf	77	78	–	–	–	117	69	–
Lfif	76	75	–	–	–	115	94	–
Bfif	37	39	–	–	–	61	43	–
Lmfs	72	74	–	–	–	108	87	–
Bmfs	48	45	–	–	–	60	57	–

GL	Greatest length
GB	Greatest breadth
BTu	Greatest breadth of the tuber calcanei
Baf	Greatest breadth of the astragalar facet
Laf	Greatest length of the astragalar facet
Lcfaf	Greatest length from the cuboid facet to the upper margin of the astragalar margin
Llf	Greatest length of the lateral facet
Blf	Greatest breadth of the lateral facet
Lfif	Greatest length of the fibular facet
Bfif	Greatest breadth of the fibular facet
Lmfs	Greatest length of the medial facet of the sustentaculum
Bmfs	Greatest breadth of the medial facet of the sustentaculum

Tab. 24. Navicular, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Polch	Steinheim		Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	sin.	sin.	–	sin.	dext.	dext.	–
GB	117.0	117.5	132	142	154	163	155	130	145
GD	75.5	79.0	–	83	113	108	106	102	70
Ldo	27.0	28.0	36	–	42	47	44	38	45
Bastr.	97.5	99.5	–	–	–	132	128	113	–
Dastr.	60.0	58.5	–	–	–	84	83	71	–
Bda	116.0	118.0	–	–	–	161	154	130	–
Dda	68.5	69.0	–	–	–	95	94	87	–

GB	Greatest breadth
GD	Greatest depth
Ldo	Length dorsal
Bastr	Breadth of the astragalar articulation
Dastr	Depth of the astragalar articulation
Bda	Breadth of the distal articulation
Dda	Depth of the distal articulation

Tab. 25. Entocuneiform, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall	
side	sin.	dext.	sin.	sin.	dext.	sin.	dext.
GDm	54.0	53.0	63	56	65	57	60
GL	62.5	63.5	83	73	84	66	63
Bpan	24.0	25.0	–	–	24	30	30
Dpan	43.0	44.0	–	–	45	–	–
Bda	33.0	34.5	–	36	39	33	34
Dda	42.0	41.0	–	–	50	50	51

GDm	Greatest depth medial
GL	Greatest length parallel to the plantar face
Bpan	Breadth of the proximal, navicular articulation
Dpan	Depth of the proximal, navicular articulation
Bda	Breadth of the distal articulation
Dda	Depth of the distal articulation

Tab. 26. Mesocuneiform, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall
side	sin.	dext.	sin.	sin.	dext.	sin.
GDl	79.0	80.5	–	94	(96)	89
GDm	60.0	61.5	–	–	91.0	66
Bp	39.5	41.0	53	46	47.5	56
Ldo	31.5	31.5	46	32	45.0	37

GDl	Greatest depth lateral
GDm	Greatest depth medial
Bp	Breadth proximal, parallel to the dorsal ledge
Ldo	Length dorsal

Tab. 27. Ectocuneiform, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall
side	sin.	dext.	sin.	sin.	dext.	sin.
Dl	96.5	–	–	113	129.0	108
Dm	83.5	–	–	–	126.0	97
Bdo	56.0	56.0	70	56	74.5	61
Ldo	38.0	37.5	52	34	49.5	40
DMt	80.5	78.5	–	–	98.0	102
BMt	52.5	56.5	–	–	58.0	62

Dl	Depth lateral
Dm	Depth medial
Bdo	Breadth dorsal
Ldo	Length dorsal, perpendicular to the distal face
DMt	Depth of the Mt III–facet
BMt	Breadth of the Mt III–facet

Tab. 28. Cuboid, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall
side	sin.	dext.	sin.	dext.	dext.	sin.
GB	101	101.5	140	–	133.5	108
GL	38	39.5	90	56	57.0	36
Dl	100	100.0	–	109	136.5	118
Dm	102	105.0	135	122	142.0	123
Lpl	43	43.5	–	–	67.0	46

GB	Greatest breadth parallel to the dorsal ledge
GL	Greatest length perpendicular to the distal ledge
Dl	Depth lateral
Dm	Depth medial
Lpl	Length plantar

Tab. 29. Metatarsale I, measurements in comparison

Site	Rottweil	Steinheim
side	dext.	dext.
GL	55.0	84.0
Dp	47.0	66.0
Bp	38.5	51.5
SD	24.5	30.0
Bd	–	44.0

GL	Greatest length
Dp	Depth proximal
Bp	Breadth proximal
BpTI	Breadth proximal with T I–articulation
SD	Smallest breadth of the diaphysis
Dda	Depth of the distal articulation
Bd	Breadth distal
Bddo	Breadth distal dorsal

Tab. 30. Metatarsale II, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.	sin.	dext.
GL	98.0	99.5	120	127	151.0	116	120
Dp	59.0	59.0	–	–	85.0	71	–
Bp	41.0	43.0	–	–	65.0	52	–
BpTI	54.5	57.0	–	56	82.0	59	–
SD	45.5	45.5	–	–	61.5	50	50
Bddo	51.5	53.0	–	–	75.0	63	–
Dda	55.5	59.5	–	–	80.0	63	–

Tab. 31. Metarsale III, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Aa
side	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.	dext.
GL	115.0	–	135	148	172.5	160
Dp	72.0	73.0	–	–	100.0	–
Bp	60.0	59.0	–	–	72.5	–
SD	49.0	50.5	–	60	68.5	55
Bddo	63.5	–	–	–	84.0	
Dda	57.0	–	–	–	80.0	

Tab. 32. Metatarsale IV, measurements in comparison

Site	Rottweil		Ahlen	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.	dext.	dext.
GL	105.0	–	125	136	170	134	130
Dp	64.0	67	–	–	(96)	81	–
Bp	65.5	69	–	–	80	70	–
SD	52.5	54	–	58	70	57	50
Bddo	61.5	–	–	–	82	–	–
Dda	63.0	–	–	–	86	73	–

Tab. 33. Metatarsale V, measurements in comparison

Site	Rottweil	Borna	Steinheim	Pfännerhall	Aa
side	sin.	dext.	dext.	dext.	dext.
GL	69.5	86	131.0	–	110
Dp	63.5	–	100.0	82	–
Bp	44.0	–	77.0	62	–
SD	–	75	74.5	–	75
Bddo	–	–	(79)	–	–
Dda	77.0	–	96	–	–

Tab. 34. Phalanges, measurements

Digit	1/II	1/III	1/IV	1/IV	1/II	1/II	1/III	1/III	1/IV	1/IV	1/V
ant./post.	ant.	ant.	ant.	ant.	post.	post.	post.	post.	post.	post.	post.
side	sin.	sin.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	sin.	dext.	dext.
GL	77.0	68.0	80.0	68.0	54.0	53	61.0	62	59.0	61.0	41.5
Bp	55.5	67.0	62.0	56.0	46.0	46	51.0	51	50.5	51.0	47.0
Dp	52.5	57.0	56.0	51.5	44.0	43	43.5	43	45.0	46.5	47.5
Sd	43.5	53.5	45.5	48.5	42.0	41	38.5	39	45.0	44.0	33.5
Bd	51.0	61.0	55.0	51.5	(40)	42	49.5	49	(50)	52.0	29.5
Dd	–	38.0	39.0	38.5	30.5	29	31.5	32	30.5	31.0	–

Digit	2/III	2/III	2	2	2	2	2	3/III
ant./post.	ant.	post.	–	–	–	–	–	–
side	–	–	–	–	–	–	–	–
GL	47.0	(45)	40.0	35.0	35.0	37.0	24.5	36
Bp	52.5	–	42.0	41.5	–	40.0	27.5	39
Dp	37.5	–	34.0	30.0	30.5	29.5	28.0	28
Sd	48.0	–	40.0	–	–	–	–	–
Bd	45.0	–	35.0	38.0	–	–	–	–
Dd	27.5	26.5	28.5	20.0	22.0	–	–	26

Tab. 35. Comparison of the lengths of limb bones (mm) and shoulder heights (cm) of various skeletons of *Mammuthus primigenius*

Site	Humerus	Ulna	Femur	Tibia	Fibula	Shoulder height (cm)	Reference
Rottweil	805	695	945	540	521	250	this paper
Ahlen	1030	870	1240	680	663	320	Siegfried 1959
Borna	1080	895	1155	680	680	320	Felix 1912
Polch	–	–	1250	690	–	–	Koenigsw. 1989
Siegsdorf	1100	–	1330	800	775	360	Ziegler, 1994
Steinheim	1270	1075	1420	820	820	375	Dietrich 1912
Pfännerhall	1041	–	1220	678	634	300	Töpfer 1957
Aa	840	770	1100	640	–	301	Pontier 1913
Lena	1000	770	1200	675	660	320	Garrut 1964
Tura	1040	760	1294	670	–	279	Garrut 1964
Beresovka	850	672	1030	590	591	265	Garrut 1964
Taimyr	850	655	1055	552	558	265	Garrut 1964
Kemel	910	666	1050	580	590	258	Garrut 1964
Jatzko	1030	610	1270	697	622	325	Garrut 1964
Sanga-Yurakh	725	563	915	–	–	–	Garrut 1964

Plate 1

Fig. 1. Scapula sin., lateral view.
Fig. 2. Humerus sin., a: cranial view, b: caudal view.
Fig. 3. Ulna sin., a: medial view, b: lateral.
Fig. 4. Radius sin., a: medial, b: lateral view.
Fig. 5. Femur sin., a: cranial view, b: caudal view.
Fig. 6. Tibia sin., a: dorsal view, b: plantar view.
Fig. 7. Fibula sin., a: medial view, b: lateral view.
All figs. ca. x0,09.

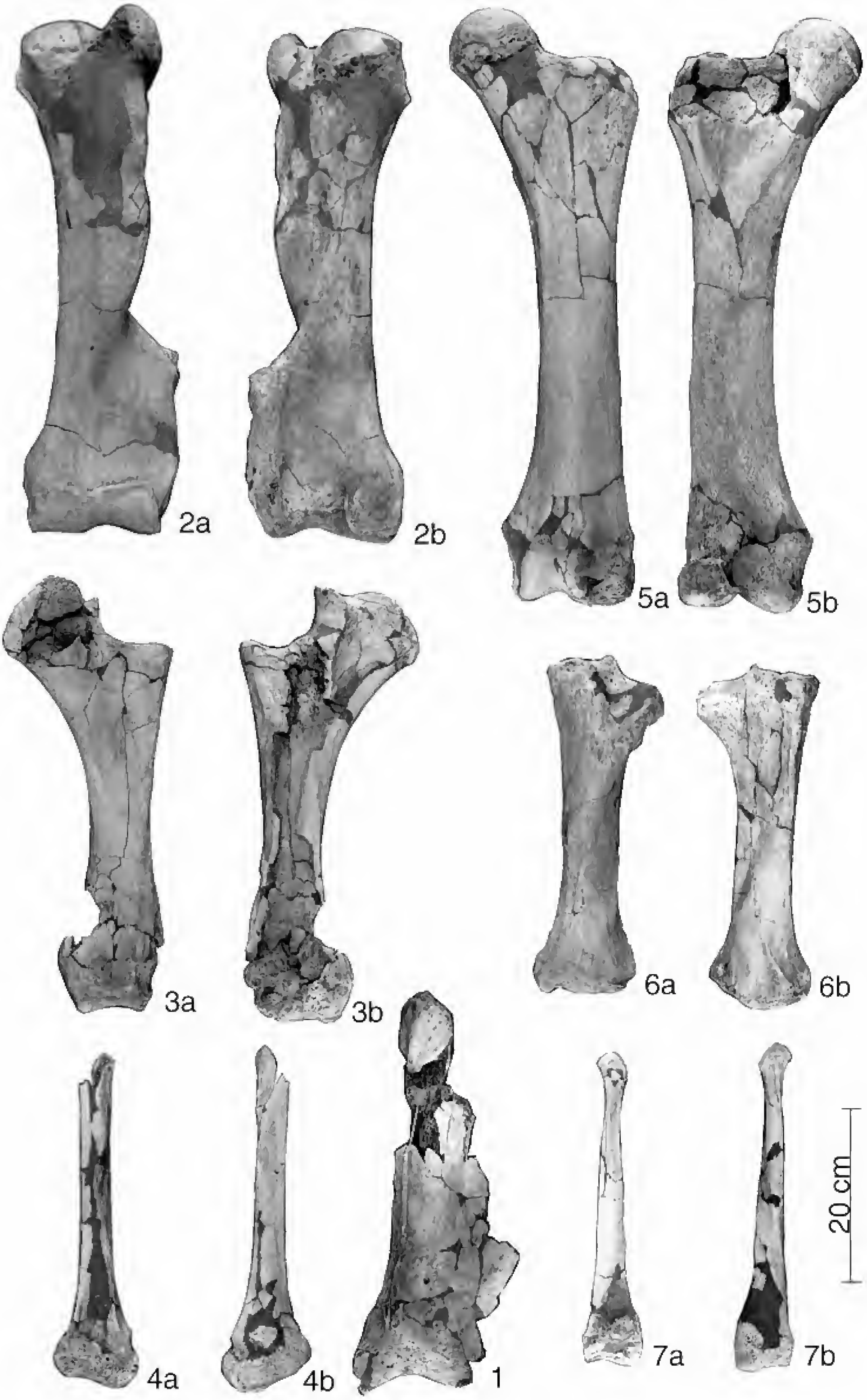
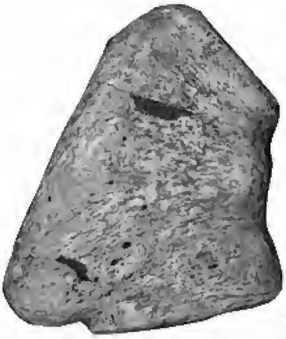
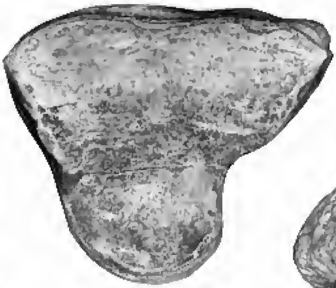
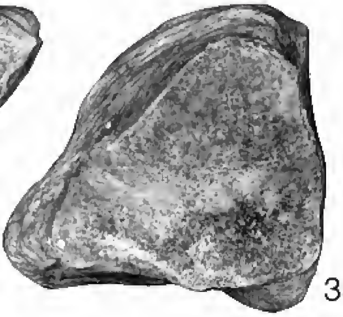

2a
2b
5a
5b
3a
3b
6a
6b
4a
4b
1
7a
7b
20 cm

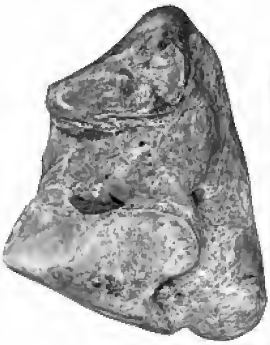
Plate 2

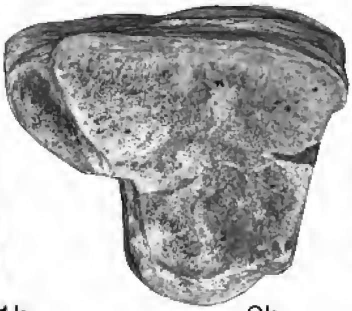
Fig. 1. Scaphoid sin., a: medial view, b: lateral view.
Fig. 2. Lunatum sin., a: proximal view, b: distal view.
Fig. 3. Cuneiform sin., a: proximal view, b: distal view.
Fig. 4. Pisiform sin., a: medial view, b: lateral view.
Fig. 5. Trapezium sin., a: dorsal view, b: palmar view.
Fig. 6. Trapezoid sin., a: proximal view, b: lateral view.
All figs. ca. x0,35.

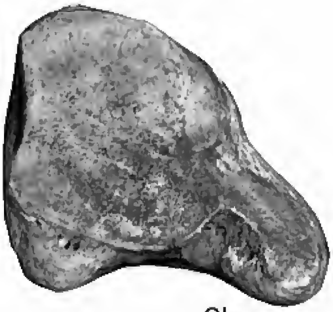

1a

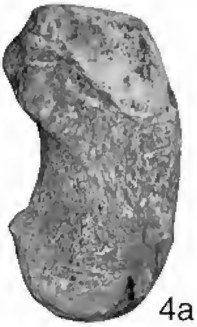

2a

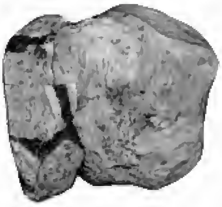

3a

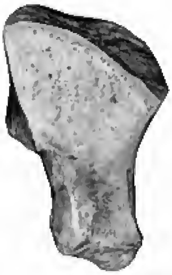

1b

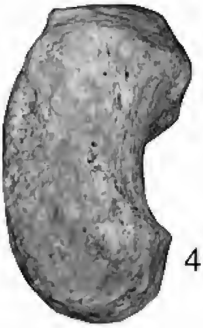

2b

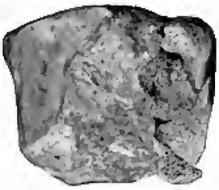

3b

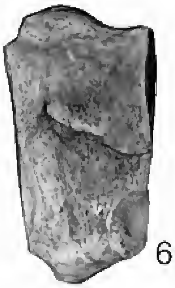

4a


5a


6a


4b


5b

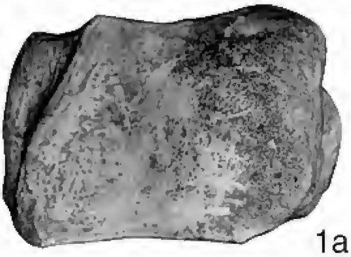

6b

5 cm

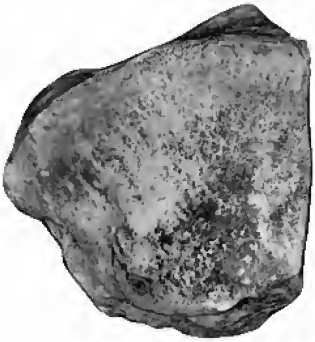
Plate 3

Fig. 1. Magnum sin., a: proximal view, b: lateral view.
Fig. 2. Unciform sin., a: proximal view, b: medial view.
Fig. 3. Metacarpal II, dorsal view.
Fig. 4. Metacarpal III, dorsal view.
Fig. 5. Metacarpal IV, dorsal view.
Fig. 6. Metacarpal V, palmar view.
Fig. 7. Patella sin., a: plantar view, b: medial view.

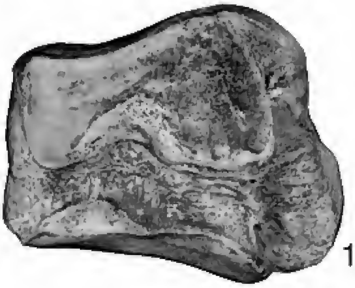
All figs. ca. x0,35.



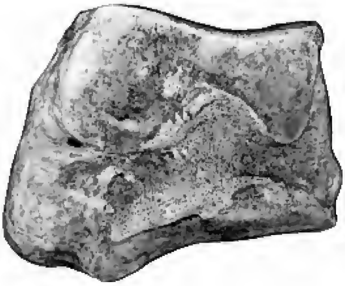
1a



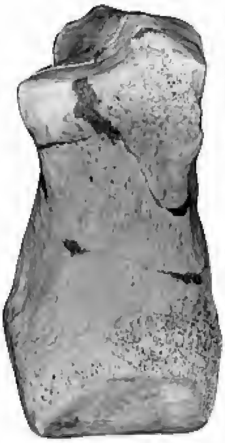
2a



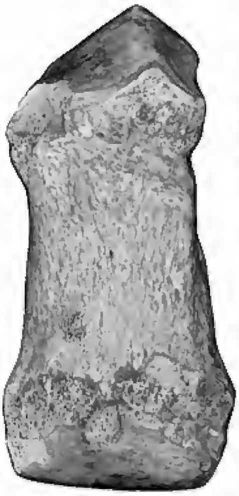
1b



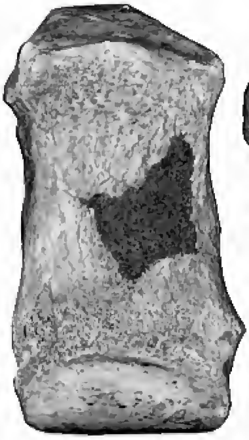
2b



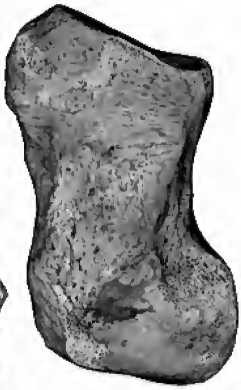
3



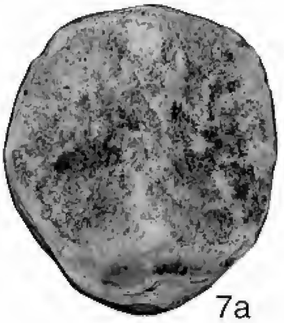
4



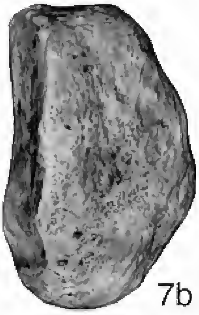
5



6



7a



7b

5 cm

Plate 4

Fig. 1. Calcaneus sin., a: dorsal view, b: dorsolateral view.

Fig. 2. Astragalus sin., a: dorsal view, b: plantar view.

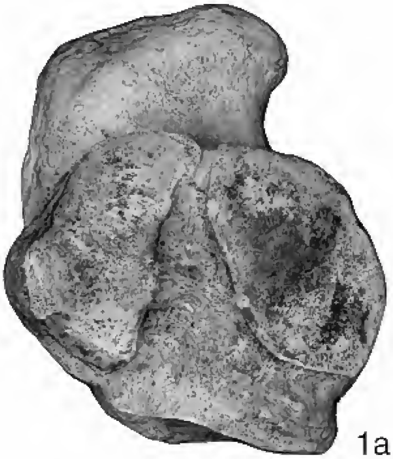
Fig. 3. Navicular sin., a: proximal view, b: distal view.

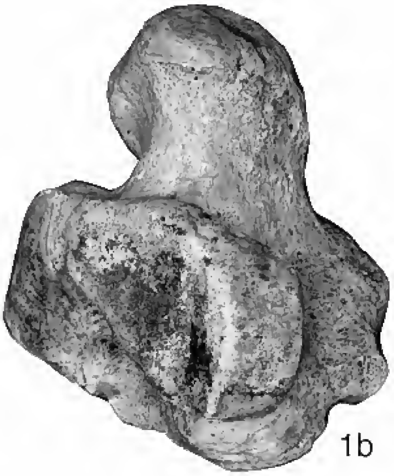
Fig. 4. Entocuneiform sin., a: medial view, b: lateral view.

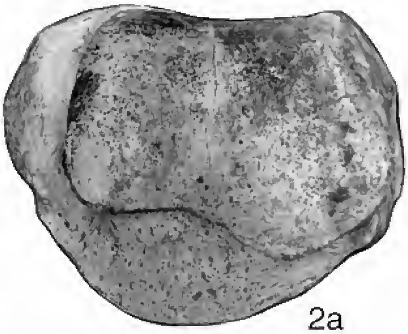
Fig. 5. Mesocuneiform sin., a: proximal view, b: distal view.

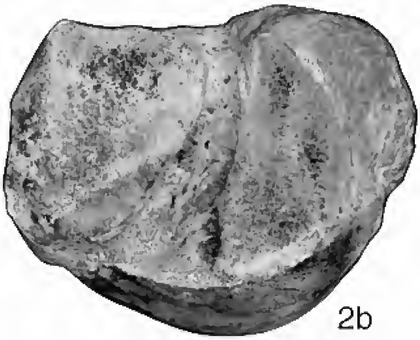
Fig. 6. Ectocuneiform sin., a: proximal view, b: distal view.

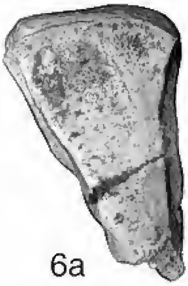
All figs. ca. x0,35.

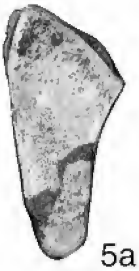

1a

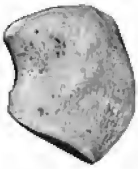

1b

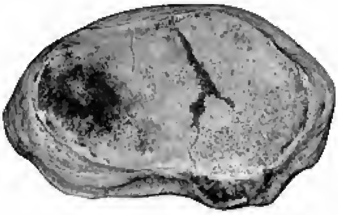

2a

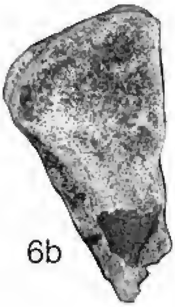

2b

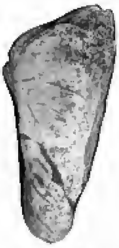

6a

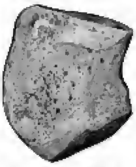

5a


4a


3a


6b


5b


4b

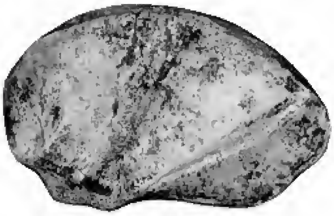
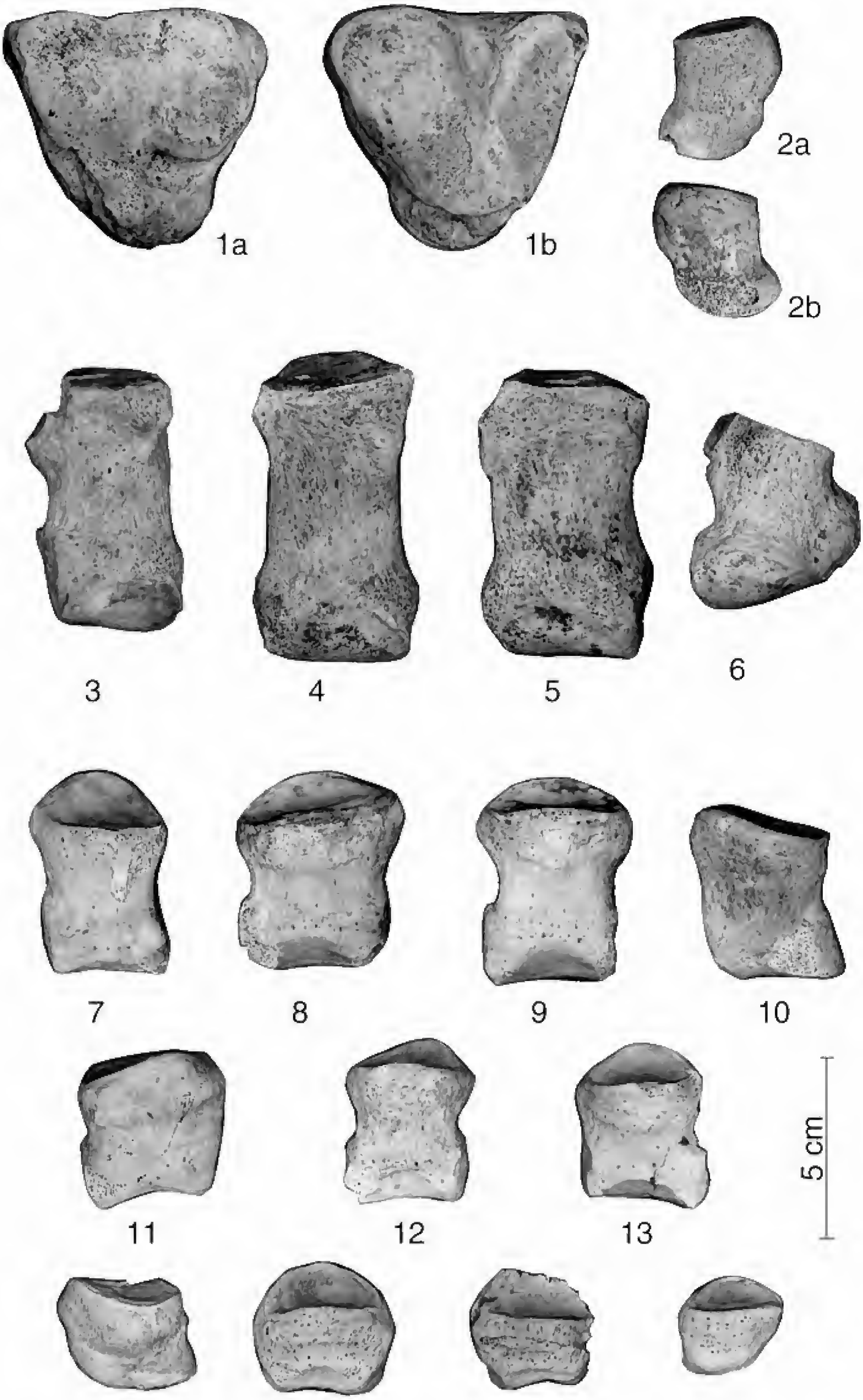

3b

Plate 5

Fig. 1. Cuboid sin., a: proximal view, b: distal view.
Fig. 2. Metatarsal I dext., a: medial view, b: lateral view.
Fig. 3. Metatarsal II sin., dorsal view.
Fig. 4. Metatarsal III sin., dorsal view.
Fig. 5. Metatarsal IV sin., dorsal view.
Fig. 6. Metatarsal V sin., dorsal view.
Fig. 7. Phalanx 1/II ant. sin., dorsal view.
Fig. 8. Phalanx 1/III ant. sin., dorsal view.
Fig. 9. Phalanx 1/IV ant. sin., dorsal view.
Fig. 10. Phalanx 1/V ant. dext., dorsal view.
Fig. 11. Phalanx 1/II post. dext., plantar view.
Fig. 12. Phalanx 1/III post. dext., dorsal view.
Fig. 13. Phalanx 1/IV post. dext., dorsal view.
Fig. 14. Phalanx 1/V post. dext., dorsal view.
Fig. 15. Phalanx 2/III ant., dorsal view.
Fig. 16. Phalanx 2/III post., dorsal view.
Fig. 17. Phalanx 3/III, dorsal view.
All figs. ca. x0,35.


1a
1b
2a
2b
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
5 cm
14
15
16
17

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 301	5 pp., 2 figs	Stuttgart, 28. 2. 2001

A new species of *Cymatophlebia* (Insecta: Odonata: Anisoptera: Cymatophlebiidae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany)

By Günter Bechly, Stuttgart

With 2 Figures

Summary

A new dragonfly species, *Cymatophlebia densa* n. sp. (Anisoptera: Aeshnoptera: Cymatophlebiidae), is described from the Upper Jurassic Solnhofen Limestone of Germany. It is the fourth species of this Mesozoic genus known from this famous fossil locality.

Zusammenfassung

Eine neue Großlibellenart, *Cymatophlebia densa* n. sp. (Anisoptera: Aeshnoptera: Cymatophlebiidae), wird aus den oberjurassischen Solnhofener Plattenkalken von Deutschland beschrieben. Es handelt sich um die vierte Art dieser mesozoischen Gattung, die für diese berühmte Fossilfundstelle nachgewiesen werden kann.

1. Introduction

Bechly et al. (2001) revised all Mesozoic aeshnoid dragonflies, including the family Cymatophlebiidae. They rejected the synonymy with *Libellulium* Westwood, 1854 and restored the genus *Cymatophlebia* for which they provided a complete synonymy and described five new species. They also proposed a new classification of the Cymatophlebiidae which they attributed to Aeshnoptera – Aeshnida Bechly, 1996 based on an extensive phylogenetic analysis. *Cymatophlebia longialata* (Münster in Germar, 1839) is one of the most common and well-known fossil dragonflies from the Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany) which is very much appreciated by fossil collectors because of its size and often attractive preservation. Including the here described new species, there are now four species of this Mesozoic genus known from this famous fossil locality.

2. Material and methods

The drawing was made with a camera lucida on a Wild M5 binocular microscope, and the photo was made by directly scanning the fossil with a flatbed scanner. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by NEL et al. (1993) and BECHLY (1996).

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793
Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Aeshnoptera BECHLY, 1996
Family Cymatophlebiidae HANDLIRSCH, 1906
Subfamily Cymatophlebiinae HANDLIRSCH, 1906

Genus *Cymatophlebia* DEICHMÜLLER, 1886

Type species: *Cymatophlebia longialata* (MÜNSTER in GERMAR, 1839), by original designation.

Further species: *C. standingae* (JARZEMBOWSKI, 1994), *C. zdrzaleki* (JARZEMBOWSKI, 1994), *C. suevica* BECHLY et al., 2001, *C. herrlenae* BECHLY et al., 2001, *C. purbeckensis* BECHLY et al., 2001, *C. pumilio* BECHLY et al., 2001, and *C. kuempeli* BECHLY et al., 2001. "*Cymatophlebia*" *mongolica* COCKERELL, 1924 was transferred by BECHLY et al. (2001) to Anisoptera incertae sedis.

Diagnosis. – See BECHLY et al., 2001.

Phylogenetic position. – See BECHLY et al., 2001.

Cymatophlebia densa n. sp.

Figs 1–2

Holotype: Specimen no. F 1192 at the Naturhistorisches Museum in Basel, Switzerland. It is an isolated hindwing of a female and the only known specimen of this new species.

Type locality: Solnhofen, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Upper Jurassic, Malm ζ 2b ("oberer Weißjura"), Lower Tithonian, Hybonotum Zone, Solnhofen Lithographic Limestone.

Derivation of name: Named after the very dense pattern of cells in the wing venation.

Diagnosis. – This new species can be distinguished from the other species of the same genus by the following characters: Length of hindwing about 65 mm (like *C. longialata* and *C. kuempeli*), instead of less than 50 mm in *C. pumilio*, max. 55 mm in *C. purbeckensis*, about 70 mm in *C. zdrzaleki*, more than 77 mm in *C. standingae*, and more than 100 mm in *C. suevica*. It differs from *C. longialata* in the much larger number of postnodal crossveins between nodus and pterostigma (23 instead of only max. 15). It differs from *C. longialata* and *C. kuempeli* in having three rows of cells between RP1 and RP2 basal of the pterostigma, and six rows of cells between Rspl and IR2. It furthermore differs from the very similar species *C. kuempeli* (with which it shares the absence of a distinct Mspl) in having only two rows of cells between the distal parts of RP2 and IR2, and only three rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area, just like *C. longialata* (contrary to *C. suevica*, *C. zdrzale-*

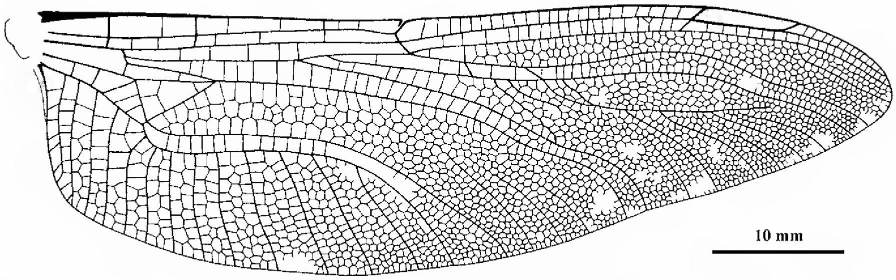


Fig. 1. *Cymatophlebia densa* n. sp., holotype F 1192, hindwing. Scale 10 mm.

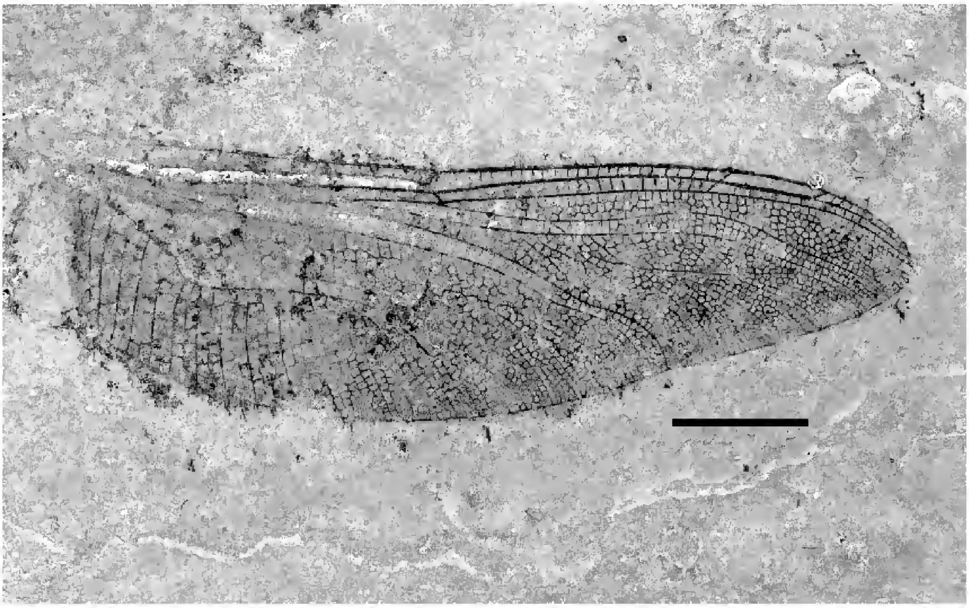


Fig. 2. *Cymatophlebia densa* n. sp., holotype F 1192, hindwing. Scale 10 mm.

ki, and *C. standingae*). It differs from *C. herrlenae*, of which the hindwing is still unknown, by the origin of IR2 on RP1/2 (instead RP3/4).

Systematic position. – This new species can be clearly attributed to the genus *Cymatophlebia* because of the following characters (compare Bechly et al., 2001): Dense wing venation with numerous cells; two rows of secondary antenodal crossveins not aligned; postnodal crossveins and postsubnodal crossveins not aligned; pterostigma elongated and braced; apparent furcation of AA into an anterior secondary branch PsA and a posterior main branch AAa; Rspl always well-defined and strongly curved with several rows of cells between it and IR2; MA, RP3/4, IR2 and RP2 parallel but strongly undulated; there are several rows of cells between the distal parts of MA and RP3/4, and between IR2 and RP2; MA and RP3/4 reach the posterior wing margin at right angles; RP2 and IR2 reach the posterior wing margin at a very oblique angle; RP1 and RP2 closely parallel or even converging basal of the pterostigma, with 2–3 rows of cells in-between; two distinct anastomosing secondary veins between IR2 and RP3/4 immediately basal of the origin of Rspl; two oblique veins 'O', with the second (more distal) one being much more oblique and longer than the basal one; discoidal triangle elongate and divided into several cells; hindwing subdiscoidal triangle divided into two or three cells; anal and cubito-anal areas very wide in the hindwing; CuAa with numerous posterior branches.

Description

An isolated but complete hindwing of a female dragonfly. The wing venation is very well-preserved and traced by iron-oxide dendrites.

Hindwing: Length 63.2 mm; width at nodus 19.0 mm (max. width 19.6 mm); distance between wing base and arculus 6.6 mm; distance between wing base and nodus 27.8 mm; distance between nodus and pterostigma 22.2 mm. Pterostigma 7.3 mm long and max. 1.1 mm wide, covering 6.5 cells and distinctly braced by an oblique crossvein. The basal brace Ax0 is not preserved. Numerous antenodal crossveins that are not aligned except for the two primaries. The two primary antenodal crossveins are stronger than the secondary antenodal crossveins. Ax1 1.2 mm basal of arculus, Ax2 is situated somewhat basal of the level of the distal angle of the discoidal triangle, 6.7 mm distal of Ax1. Between the two primary antenodal crossveins there were probably several secondary antenodal crossveins, but only one is preserved in the first row, and two in the second row, not precisely aligned. Five antesubnodal crossveins are visible between subnodus and arculus with a distinct gap near the arculus, but the apparent very long gap near the subnodus is probably due to incomplete preservation of the antesubnodal crossveins. 23 postnodal crossveins between nodus and pterostigma, not aligned with the corresponding postsubnodal crossveins. The arculus is strongly angled and the bases of RP and MA are distinctly separated at arculus. The hypertriangle is 7.0 mm long and max. 1.0 mm wide; it is traversed by at least one crossvein. The discoidal triangle is longitudinally elongated and divided into more than four cells (probably five or six); length of anterior side of discoidal triangle 6.0 mm; of basal side 3.2 mm; of distal side MAb 6.0 mm; the distal side MAb is straight and there is no trigonal planate. Median space free of crossveins. Submedian space traversed by CuP-crossing and a single crossvein. AA divided into a secondary anterior branch PsA and a posterior main branch AAa, delimiting a well-defined subdiscoidal triangle that is divided into three cells by two parallel crossveins. PsA nearly straight. Four posterior branches of AA between CuA and the anal margin. The anal margin is rounded without an anal angle or anal triangle, thus, it is a female specimen. A very narrow and short membranule is faintly visible at the wing base. The anal area is 9.9 mm wide (below PsA) with about nine rows of cells between AA and the posterior margin. AAa is fused with CuA shortly below the posterior angle of discoidal triangle, so that the free part of CuA (subdiscoidal veinlet) is only 0.4 mm long. The anal loop is posteriorly closed and four-celled. CuAb is slightly bent. CuAa with nine well-defined and parallel posterior branches. Cubito-anal area broad, max. 9.1 mm wide with up to sixteen rows of cells. CuAa and MP basally parallel with only a single row of cells in-between, but distally they become strongly divergent with nine cells in-between at the posterior wing margin. Three rows of cells in the postdiscoidal area directly distal of discoidal triangle, and this area is widened distally with 25 cells between these veins at the posterior wing margin (width of this area near discoidal triangle 4.0 mm, and along posterior wing margin 9.5 mm). No distinct Mspl is visible. Three secondary longitudinal veins in the distal postdiscoidal area reach the posterior wing margin. MA and RP3/4 are distally undulated below the base of Rspl. MA and RP3/4 are mostly closely parallel with only one row of cells in-between, but they diverge near the posterior wing margin with four rows of cells in-between. Several bridge-crossveins Bqs (three are preserved) basal of the first oblique vein. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O', 4.3 mm and 8.8 mm distal of the subnodus; the distal oblique vein is more strongly oblique and longer than the basal one. One or two anastomosing secondary veins between IR2 and RP3/4 somewhat basal of Rspl. A strong Rspl with max. six rows of cells between it and IR2. Rspl does not reach the posterior wing margin; about five convex secondary longitudinal veins originate on Rspl and reach the posterior wing margin. IR2 and RP2 are basally closely parallel and straight with only a single row of cells in-between, but distally they are undulated and more widely separated with two or three rows of cells in-between, but still rather parallel. RP1 and RP2 are basally closely parallel and even converge near the pterostigma with three rows of cells in-between, but below the pterostigmal brace they begin to diverge. A pseudo-IR1 originating on RP1 slightly distal of pterostigma. Two or three rows of cells between pseudo-IR1 and RP1, and five rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

4. Acknowledgements

I am most grateful to Dr G. Schweigert (SMNS, Stuttgart) who discovered and loaned this specimen during a visit to the Naturhistorisches Museum in Basel. I am indebted to Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

5. References

Bechly, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

Bechly, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E. A., Coram, R., Martill, D., Fleck, G., Escuillié, F., Wisshak, M. M. & Maisch, M. (2001): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Aeshnoptera, with description of numerous new taxa (Insecta: Odonata: Anisoptera). – N. paläont. Abh., **4**: 1–219, 137 text-figs, 48 pls; Dresden.

Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J.-C. & Henrotay, M. (1993): Les «Anisozygoptera» fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro hors-série, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

Riek, E. F. & Kukalová-Peck, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Author's address:

Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 302	12 S., 1 Abb.	Stuttgart, 28. 2. 2001

Bibliographie zur Geologie und Paläontologie des Randecker Maars (Unter-Miozän, Südwestdeutschland) 1825 – 2000

Bibliography of the Geology and Paleontology of the Randeck Maar (Lower Miocene, SW Germany) 1825 – 2000

Von Günter Schweigert und Günter Bechly, Stuttgart

Mit 1 Abbildung

Abstract

A bibliography on the geology and fossils from the famous Miocene Randeck Maar in SW Germany is compiled. Moreover, an overview is given on the present state of knowledge on fossils and the geology of the Randeck Maar. Many open questions arise perspectives for future investigations. In addition to the bibliography a list of types of fossils coming from the Randeck Maar is presented.

Zusammenfassung

Eine Bibliographie zur Geologie und dem Fossilinhalt des miozänen Randecker Maars wird vorgelegt. Darüber hinaus werden der gegenwärtige Kenntnisstand aufgezeigt und zukünftige Perspektiven skizziert. Ergänzend zur Literatur wird eine Liste der Arten vorgestellt, deren Typen aus dem Randecker Maar stammen.

Zur Erforschung des Randecker Maars

Seit der Entdeckung seiner tertiärzeitlichen Sedimente durch O. Fraas im Jahr 1857 zog das Randecker Maar bei Weilheim/Teck (Geologische Karte 1:25000, Blatt 7423 Wiesensteig, Krautter 1995) das Interesse der Wissenschaft auf sich, handelt es sich doch nicht nur um die größte vulkanische Bildung des Urach-Kirchheimer Vulkangebiets, sondern auch die einzige, deren Maarsee-Sedimente in größerem Umfang erhalten geblieben sind. Trotz schlechter Aufschlußverhältnisse – quartäre Überdeckung, Verrutschungen und steiles Gelände behindern oft die Untersuchung anstehenden Materials – sind diese Ablagerungen als äußerst fossilreich bekannt. Die

Fülle gut erhaltener und/oder wissenschaftlich aussagekräftiger Fossilien der Tertiärzeit reiht das Randecker Maar in die bedeutenden Fossillagerstätten Süddeutschlands ein, wenngleich es nie wirklich gelang, diese fossilen Schätze aus ihrem Dornröschenschlaf zu wecken. Ziel einer jüngst erschienen populärwissenschaftlichen Schrift (SCHWEIGERT 1998) war es, die Bedeutung des Randecker Maars als erdgeschichtliches Dokument ins Bewußtsein zu rücken, das sich hinter vergleichbaren Ablagerungen nicht zu verstecken braucht.

Der größte Teil der beschriebenen Fossilien aus dem Randecker Maar stammt aus zufälligen Aufsammlungen durch Privatsammler und gelangte durch Stiftung oder Ankauf an öffentliche Institutionen. Wissenschaftliche Grabungen – von ihrem Umfang her eher als Schürfe zu bezeichnen – fanden lediglich durch L. ARMBRUSTER (Berlin) und R. SEEMANN (Stuttgart) in den späten 20er bzw. 30er Jahren des 20.Jahrhunderts sowie durch F. WESTPHAL (Tübingen) im Jahr 1962 statt. Immer wieder weckten allerdings einzelne Objekte oder bestimmte Fossilgruppen das wissenschaftliche Interesse, so daß im Laufe der Zeit trotzdem eine Fülle an Informationen zusammengetragen werden konnte. Diese sind jedoch in der Literatur weit verstreut und werden deshalb hier zur Vereinfachung weiterer Forschungen bibliographisch zusammengefaßt. Erfaßt wurden sämtliche Arbeiten, in denen Neues zur Kenntnis des Randecker Maars und seiner Fossilien beigetragen wird oder worin dem Randecker Maar als Fossillagerstätte ein längerer Beitrag gewidmet ist. Bloße Nennungen und Presseberichte blieben unberücksichtigt.

Fossilien und Gesteinsproben aus dem Randecker Maar befinden sich zum größten Teil in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Tübingen. Weiteres Material besitzen die folgenden Institutionen: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (München), Naturmuseum im Täle (Augsburg), Heimatmuseum Kirchheim/Teck, Urwelt-Museum Hauff (Holzmaden), Engel-Museum (Göppingen-Jebenhausen), Naturkundemuseum Reutlingen, Paläontologisches Museum Nierstein, British Museum of Natural History (London), Museum of Comparative Zoology der Harvard University (Cambridge/USA), Institute of Palaeobotany der University of Florida (Gainesville/USA). Weiteres Material, darunter auch Typenmaterial zu Insektenbearbeitungen, dürfte sich noch in diversen Privatsammlungen befinden oder ist verschollen.

Das Randecker Maar ist heute zusammen mit der nordöstlich anschließenden Zipfelbachschlucht als Naturschutzgebiet ausgewiesen. Eine zusätzliche Unterschutzstellung der Fossilfunde durch eine Ausweisung als Grabungsschutzgebiet analog zu den bestehenden Grabungsschutzgebieten ist derzeit im Gange. Das Graben nach Fossilien ist untersagt bzw. bedarf einer behördlichen Ausnahmegenehmigung durch das Regierungspräsidium Baden-Württemberg. Eventuell bei Hangrutschen, Baumaßnahmen oder ähnlichen Aufschlüssen gefundene Fossilfunde sind zu melden.

Dank

Für wertvolle Hinweise und Informationen zur Vervollständigung der Bibliographie danken wir den Herren Dr. A. CLAUSING (Halle), Dr. R. KOHRING (Berlin), A. RECK (Reichenbach/Fils) und Dr. M. URLICHS (Stuttgart).

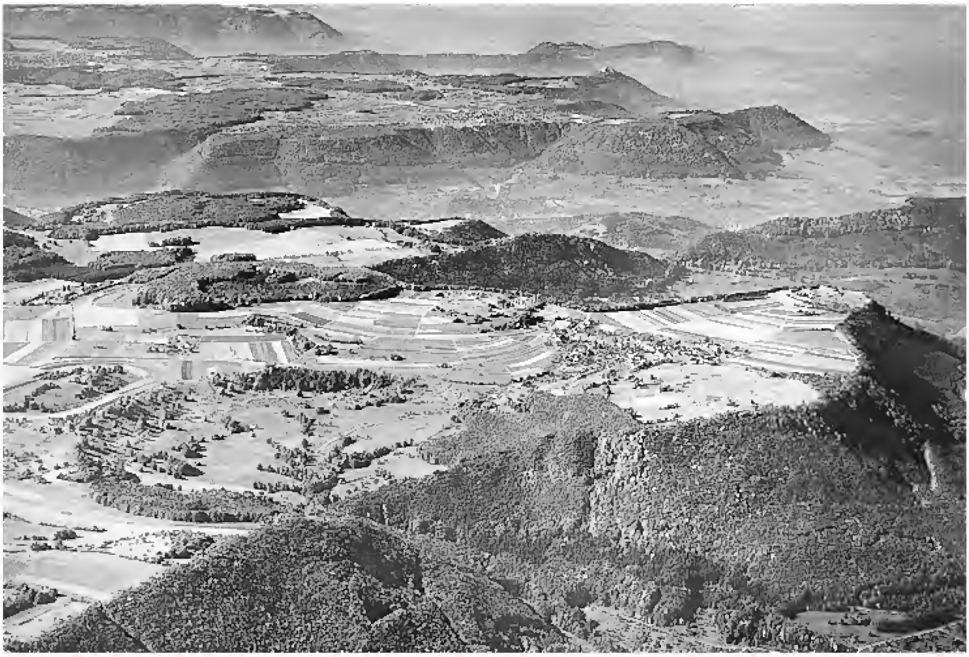


Abb. 1. Das Randecker Maar (vorne links), der größte und am besten erhaltene Maarkrater des Urach-Kirchheimer Vulkangebiets. Die Erosion des Zipfelbachs bewirkte eine amphitheaterartige Ausräumung der am Albtrauf gelegenen Struktur. Foto Luftbild-Archiv BRUGGER Nr. 2/475999 C.

Derzeitiger Kenntnisstand und Perspektiven

Trotz der unten dokumentierten großen Zahl an Veröffentlichungen muß man den gegenwärtigen Kenntnisstand über die jungtertiären Ablagerungen des Randecker Maars und ihren Fossilinhalt als unbefriedigend bewerten. Viele Gruppen wie die Gastropoden und Ostrakoden sind nicht modern überarbeitet, andere sind nur partiell oder sogar überhaupt nicht bearbeitet, besonders die Insekten, die zu den häufigsten Fossilien des Randecker Maars gehören. Lediglich die fossilen Pflanzen erfuhren eine recht gründliche Bearbeitung, die heute allerdings in vielen Punkten revisions- und vor allem ergänzungsbedürftig ist. Palynologische Untersuchungen sind nur im Ansatz vorhanden. Eine ergänzende Untersuchung von Pollen ist derzeit im Rahmen einer Diplomarbeit an der Universität Wien im Gange (S. KOTTIG, Betreuung Prof. Dr. D. K. FERGUSON). Mittlerweile vermehrte sich das Material und die Zahl der Taxa aus dem Randecker Maar ganz erheblich. Fast jede Kontrollbegehung, bei der anstehende Gesteine untersucht werden, liefert noch neues Material. Paläoökologische Aussagen, die alleine aufgrund der schon publizierten Daten gemacht werden, sind daher mit Vorsicht zu betrachten. Auch sedimentologische und mikrofazielle Gesteinsuntersuchungen sowie der Einsatz des Rasterelektronenmikroskop für den Ultrabereich versprechen wesentliche Ergänzungen des bisherigen Bilds. Umfassende neue Bearbeitungen des vorliegenden und am besten durch gezielte Grabungen neu zu beschaffenden Materials könnten hier noch erhebliche Fortschritte bringen. So ist die Abfolge verschiedener Faziestypen in Raum und Zeit noch keineswegs geklärt; lediglich ein etwa 2 Meter mächtiger Profilabschnitt wurde durch WESTPHAL (1963) und HILTERMANN (1980) genauer untersucht. Die Sedimentabfolge an verschiedenen Positionen des Maars könnte durch kleinere Forschungsbohrungen oder Baggerschürfe ermittelt werden. Auffällig ist eine gewisse Faziesabhängigkeit bestimmter Fossilgruppen, deren Ursachen noch nicht geklärt sind. Auch Absterbe-Events (Fischhorizont, Froschlage) wären in ihrer Position im Profil noch zu ermitteln. Besondere Erhaltungsbedingungen in den Laminiten wie Weichkörper-Erhaltung mit „Hautschatten“ lassen auch bei Wirbeltieren interessante Neufunde erwarten. Bei der gegenwärtigen Situation drohen permanent unwiederbringliche Verluste, wie viele leider unvollständig geborgene Funde im Verwitterungsschutt oder aus Raubgrabungen immer wieder in Erinnerung rufen.

Neuere absolute Datierungen der Vulkanite des Urach-Kirchheimer Vulkangebiets fehlen. Für das Randecker Maar speziell liegt überhaupt noch keine absolute Datierung vor. Eine solche wäre allein schon aufgrund der Möglichkeit einer Kalibrierung des Alters einer Säugetierfauna aus der Zone MN5 wünschenswert.

Ein interdisziplinäres Forschungsprojekt verspricht zweifellos wertvolle neue Erkenntnisse zur Paläoökologie und -klimatologie des Randecker Maarsees und auch zur Evolution bestimmter selten überlieferter Tier- und Pflanzengruppen.

Auf Funde aus dem Randecker Maar begründete Arten

Im Folgenden sind die aus dem Randecker Maar erstmals beschriebenen fossilen Taxa aufgelistet. Für ihre taxonomische Berechtigung wird keine Gewähr übernommen.

Pflanzen:
Carapoxylon fasciatum MÄDEL
Carapoxylon ornatum MÄDEL
Castanopsis glandulosa RÜFFLE
Fagara europaea RÜFFLE
Gleditsia suevica RÜFFLE
Graminophyllum amphistomatosum RÜFFLE
Graminophyllum ellipsoideum RÜFFLE
Laurinoxylon seemannianum SÜSS & MÄDEL
Myrica praeesculenta RÜFFLE
Simaroubaceaephyllum picrasmoides RÜFFLE
Symplocos randeckensis (RÜFFLE) RÜFFLE
Tarrietia germanica RÜFFLE
Toona seemannii RÜFFLE

Mollusken:
Oestophora phacodes subphacodes (KRANTZ)
Triptychia (Eutriptychia) randeckiana (KRANTZ)

Insekten:
Apis scheeri (ARMBRUSTER)
Apis scheuthlei (ARMBRUSTER)
Apis scharmanni (ARMBRUSTER)
Diacorixa germanica POPOV
Glyptotermites frischi ARMBRUSTER
Eutermes fraasi v. ROSEN
Eutermes nickeli ARMBRUSTER
Eutermes sachtlebini ARMBRUSTER

Halictus schemppi (Armbruster)
Mastotermites stuttgartiensis Armbruster
Metatermites statzi Armbruster
Miopieris talboti Zeuner
Miotermes randeckensis v. Rosen
Neotermites roseni Armbruster
Neotermites frischi Armbruster
Rhinotermites dzierzoni Armbruster
Rhinotermites kuehni Armbruster
Rhinotermites wasmanni Armbruster
Termes drabatyi Armbruster
Termes korschefskyi Armbruster
Termes scheuthlei Armbruster
Termes schleipi Armbruster
Termes stitzi Armbruster
Termes weismanni Armbruster
Zygaena miocenica Reiss
Zygaenites controversus Burgeff

Spinnentiere:
Euophrys randeckensis Schawaller & Ono
Palaeoxysticus extinctus Wunderlich
Lycosa lithographica Schawaller & Ono
Lycosa miocaena Schawaller & Ono

Wirbeltiere:
Chamaeleo simplex Schleich
Palaeopleurodeles hauffi Herre
Palaeobatrachus hauffianus (E. Fraas)

Mikroproblematika:
Guttula randeckensis Hiltermann & Schmitz
Parvangula randeckensis Hiltermann & Schmitz

Literatur

* Kurze Mitteilungen, Bearbeitungen oder Revisionen von einzelnen Fossilien des Randecker Maars
** Größere Bearbeitungen von Fossilgruppen oder zur Geologie des Randecker Maars
*** Grundlegende Quellenwerke oder Zusammenfassungen zum Randecker Maar
Der Zusatz „taxonomisch relevant“ bezieht sich auf die Aufstellung oder Neukombination fossiler Taxa anhand von Material aus dem Randecker Maar.

Al-Fugha, A. (1985): Mineralogische Untersuchungen an Tuffen der Schwäbischen Alb. – Dissertation Univ. Tübingen. 109 S.; Tübingen. **Vulkanismus, Mineralogie*

Anonymus (1927): Tertiäre Bienen vom Randecker Maar. – Bl. Schwäb. Albverein, **39**: 29; Tübingen. **Insekten, Bienen*

Abusch-Siewert, S. (1983): Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **62**: 1–401, 20 Taf., 105 Abb., 38 Tab.; Frankfurt. **Wirbeltiere, Pferde*

Ansorge, J. & Kohring, R. (1995): Insekten aus dem Randecker Maar. – Fossilien, **1995**: 80–90, 3 Abb.; Korb. **Insekten, Verschiedenes*

Armbruster, L. (1929): Wilhelm Scheuthle †. – Bienenpflege, **51** (1928): 5–8, 1 Abb.; Ludwigsburg. **Insekten, Grabung*

– (1938): Versteinerte Honigbienen aus dem obermiocänen Randecker Maar. – Arch. Bienenkde., **19**: 1–48, 73–93, 97–133, 2 Taf., 1 Abb.; Berlin.
** _Insekten, Bienen [taxonomisch relevant]_

– (1939): Eine miocäne Insectenfauna (mit meinem Präparierverfahren). – Verh. VIII. Int. entomol. Kongr. Berlin 1938, **2**: 1365–1371; Berlin. *_Insekten, Verschiedenes_

– (1941): Über Insektenstaaten der Vorwelt. I. Miocäne Randecker Termiten. – Arch. Bienenkde., **22**: 3–43, 4 Abb.; Berlin. **_Insekten, Termiten [taxonomisch relevant]_

– (1941): Über Insektenstaaten der Vorwelt. II. Miocäne Randecker Ameisen: A. Allgemeines. – Archiv Bienenkde., 22: 115–126; Berlin.
*_Insekten, Ameisen [geplanter 2. Teil dieser Arbeit nicht erschienen!]_

Auffermann, B. (1998): Rohmaterialnutzung in Magdalénien-Fundstellen am Nordrand der Mittleren Schwäbischen Alb. – Archäologie im Südwesten, **1**, 207 S., 31 Taf., 48 Abb., 1 Beil.; Bad Bellingen (Folio-Verlag). *_Archäologie, Verkieselungen_

Barth, S. (1990): Der mittel- bis obermiozäne Vulkanismus der Schwäbischen Alb („Uracher Vulkangebiet"): Geologie im Überblick und Exkursionsführer. – Der Aufschluss, **41**: 321–338, 6 Abb.; Heidelberg. *_Geologie, Petrographie, Exkursionsführer_

Barthel, M., Kvaček, Z. & Rüffle, L. (1966): Symplocaceen-Blätter im Eozän des Geiseltales. – Mber. Deutsch. Akad. Wiss., **8**: 354–359, 2 Taf.; Berlin.
* _Pflanzen [taxonomisch relevant]_

Bauer, E. W. & Schönnamsgruber, H. (1985): Das große Buch der Schwäbischen Alb. 214 S., zahlr. Abb.; Stuttgart (Theiss). * _Geologie, Fossillagerstätte_

Belz, G. & Mosbrugger, V. (1994): Systematisch-paläoökologische und paläoklimatische Analyse von Blattfloren im Mio-/Pliozän der Niederrheinischen Bucht (NW-Deutschland). – Palaeontographica, B, 233: 19–156, 12 Taf., 60 Abb., 12 Tab.; Stuttgart.
* _Pflanzen [Statistik]_

Bleich, K. E. (1960): Das Alter des Albtraufs. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **115**: 39–92, 26 Abb.; Stuttgart. * _Geologie, Geomorphologie, Klima_

– (1988): Entwicklung und Umwelt des miozänen Randecker Maarsees (Schwäbische Alb, SW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **177**: 263–288, 5 Abb.; Stuttgart.
*** _Geologie, Geomorphologie, Fossilien, Paläoökologie_

Bräuhäuser, M. (1922): Begleitworte zur geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Kirchheim. 64 S.; Stuttgart. * _Geologie_

Branco, W. (1894): Schwabens 125 Vulkanembryonen und deren tufferfüllte Ausbruchsröhren; das größte Maargebiet der Erde. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **50**: 505–997, 2 Taf., 115 Abb., 1 Kt.; Stuttgart. * _Geologie, Vulkanismus_

Burgeff, H. (1951): Die Meeralpengrenze der Zygaenen (Lep.), eine mit Hilfe der Populationsanalyse der Arten der Gattung _Zygaena_ (Lepidoptera) durchgeführte Untersuchung über die Lokalisation und die Bedeutung geographischer Rassen in ihrem Zusammenhang mit der Eiszeit. – Biol. Zbl., **70**: 1–23, 14 Abb.; Leipzig.
* _Insekten, Schmetterlinge [taxonomisch relevant]_

Carpenter, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – _In_: Moore, R. C. & Kaesler, R. L. (Hrsg.): Arthropoda, **4/3–4**. XXI+655 S., 265 Abb., 2 Tab.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).
* _Insekten, Verschiedenes [taxonomisch relevant]_

Clausing, A. (2000): Limnische Primärproduktion im deutschen Tertiär: Kenntnisstand und Perspektiven. – Zbl. Geol. Paläont. Teil II, **2000/1–2**: 1–13; Stuttgart.
* _Pflanzen, Limnologie_

Cloos, H. (1941): Bau und Tätigkeit von Tuffschloten; Untersuchungen an dem Schwäbischen Vulkan. – Geol. Rdsch., **32**: 709–800, 5 Taf., 45 Abb.; Stuttgart.
* _Geologie, Vulkanismus_

Csaki, C. & Urlichs, M. (1985): Typen und Originale im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart – Paläobotanik. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **114**: 1–52; Stuttgart.
* _Pflanzen, Verschiedenes_

Deffner, C. (1872): Begleitworte zur geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblatt Kirchheim. 69 S., 6 Abb.; Stuttgart. * _Geologie, Fossillagerstätte_

Ehrat, H. & Joos, C. H. (1921): Das Alter der vulkanischen Tuffe im Urach-Kirchheimer Gebiet und im Hegau. – Geol.-paläont. Mitt., **1**: 1–8, 1 Taf.; Stuttgart.
** _Gastropoden [taxonomisch relevant]_

Endriss, K. (1889): Geologie des Randecker Maars und des Schopflocher Rieds. – Z. Deutsch. geol. Ges., **41**: 83–126, 2 Taf.; Berlin. ** Geologie, Vulkanismus, Geomorphologie*

Engel, T. (1883): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 1. Aufl.: XIV+326 S., 6 Taf., 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Fossilien, Exkursionsführer*

– (1896): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 2. Aufl.: XXIV+470 S., 7+95 Abb., 6 Taf., 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Fossilien, Exkursionsführer*

– (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 3. Aufl.: XXX+645 S., 261 Abb., 6 Taf., 4 Bilder, 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart). *** Fossilien, Exkursionsführer*

Eser, F. (1907): Aus meinem Leben. XX+708 S., 1 Bild; Ravensburg (Alber). ** Fossillagerstätte, Geschichtliches*

Etzold, A., Franz, M. & Villinger, E. (1995): Exkursion 3: Schwäbische Alb – Stratigraphie, Tektonik, Vulkanismus, Karsthydrologie. – Exkusionsführer u. Veröffentl. GGW, **195**: 142–170, 29 Abb.; Berlin. ** Exkursionsführer*

Fraas, E. (1898): Erläuterungen zur geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Kirchheim, 2. Aufl., 40 S.; Stuttgart. ** Geologie, Fossillagerstätte*

– (1909): *Rana Hauffiana* n. sp. aus den Dysodilschiefern des Randecker Maares. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **65**: 1–7, 1 Abb.; Stuttgart. ** Wirbeltiere, Amphibien [taxonomisch relevant]*

– (1910): Der Petrefaktensammler. 249 S., 72 Taf., 139 Abb.; Stuttgart (Lutz). ** Fossillagerstätte*

– (1926): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart I. Die geognostische Sammlung Württembergs im Parterresaal. 5. Aufl. (bearb. von F. Berckhemer). IV+88 S.; 14 Taf., 34 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Fossilien, Verschiedenes*

Fraas, O. (1866): Vor der Sündfluth! Eine Geschichte der Urwelt. XI+512 S., zahlr. Abb.; Stuttgart (Hoffmann). ** Fossilien*

Fraas, O. & Deffner, C. (1858): Geognostische Karte vom Bezirk Kirchheim. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **14**: 54–74; Stuttgart. ** Geologie, Fossillagerstätte*

Gallaun, B. (1949): Bienen im Randecker Maar. – Der Aufstieg, **17**: 202–203, 2 Abb.; Stuttgart. ** Insekten, Bienen*

Geyer, O. F. & Gwinner, M. P. (1962): Der Schwäbische Jura. – Samml. geol. Führer, **40**, XII+452 S., 46 Abb., 4 Beil.; Berlin (Borntraeger). ** Geologie, Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

– & – (1964): Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg. XVII+223 S., 11 Taf., 73 Abb., 7 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Geologie, Fossillagerstätte*

– & – (1968): Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg, 2. Aufl.: XVII+228 S., 11 Taf., 73 Abb., 7 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Geologie, Fossillagerstätte*

– & – (1979): Die Schwäbische Alb und ihr Vorland. – Samml. geol. Führer, **67**, 271 S., 14 Taf., 36 Abb.; Stuttgart & Berlin (Borntraeger). ** Geologie, Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

- & – (1986): Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg, 3. Aufl.: VIII+472 S., 254 Abb., 26 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Geologie, Fossillagerstätte*

- & – (1991): Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg, 4. Aufl.: XVII+223 S., 11 Taf., 73 Abb., 7 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart). ** Geologie, Fossillagerstätte*

Gregor, H.-J. (1982): Die „Parvangulae“ und „Guttulae“ Hiltermann & Schmitz 1968 aus dem Randecker Maar. – Paläont. Z., **56**: 11–18, 2 Abb.; Stuttgart. ** Mikroproblematika [taxonomisch relevant]*

– (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. 278 S., 16 Taf., 34 Abb., 16 Tab.; Stuttgart (Enke). *** Pflanzen [taxonomisch relevant], Klima*

– (1986): Zur Flora des Randecker Maares (Miozän, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **122**: 1–29, 6 Taf.; Stuttgart. *** Pflanzen [taxonomisch relevant], Klima*

– (1997): Mögliche Umlagerungsprobleme bei der miozänen Flora aus dem Randecker Maar – ein häufiges Problem bei tertiären Floren. – Documenta naturae, **115**: 1–13; München. ** Pflanzen, Geologie*

Hein, L. (1954): Larve der Waffenfliege *Eulalia* spec. im Dysodil des Randecker Maars. – Geologie, **3**: 644–648; Berlin. ** Insekten, Zweiflügler*

Heizmann, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und Astaracium Süddeutschlands. – Eclogae geol. Helvet., **76**: 871–825, 17 Abb.; Basel.
** *Wirbeltiere, Altersstellung*

– (1992): Das Tertiär in Südwestdeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **33**: 1–61, 19+47 Abb.; Stuttgart.
* *Fossillagerstätte*

Heizmann, E. P. J. & Schmidt, X. (1998): Tertiärer Vulkanismus auf der Schwäbischen Alb und im Hegau. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Zwischen Schwarzwald und Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, 2, 177–190, 22 Abb.; München (Pfeil).
** *Fossillagerstätte*

Hellmund, M. & Hellmund, W. (1996): Zum Fortpflanzungsmodus fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). – Paläont. Z., **70**: 153–170, 22 Abb.; Stuttgart.
* *Insekten, Libellen*

Herre, W. (1941): *Palaeopleurodeles hauffi* nov. gen. nov. spec., ein fossiler Schwanzlurch aus dem Miozän Süddeutschlands. – Zool. Anz., **134**: 1–17, 8 Abb.; Leipzig.
* *Amphibien [taxonomisch relevant]*

Hiltermann, H. (1980): Ein limnisches Jungtertiär-Profil aus dem Randecker Maar (Schwäbische Alb). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **20**: 175–186, 1 Abb., 1 Tab.; München.
** *Geologie, Fossilien, Verschiedenes [taxonomisch relevant]*

Hiltermann, H. & Schmitz, H.-H. (1968): Problematische Apatit-Körperchen im limnischen Jungtertiär der Schwäbischen Alb. – Geol. Jb., **85**: 299–314, 3 Taf., 4 Abb., 2 Tab.; Hannover.
* *Mikroproblematika [taxonomisch relevant]*

Hoydem, A. (1992): Die Tektonik der Schwäbischen Alb zwischen Jusi und Randecker Maar. – Diss. Univ. Stuttgart, 254 S., 4 Taf., 71 Abb., 7 Tab., 130 Diagr.; Stuttgart. – [Mskr.]
* *Tektonik, Vulkanismus*

Hüttner, H. (1952): Die Geologie der Randecker Halbinsel und ihre Bedeutung für das Uracher Vulkangebiet. – Diss. Univ. Tübingen. 93 S.; Tübingen. – [Mskr.]
* *Geologie*

Jähnichen, H., Friedrich, W. & Takáć, M. (1984): Engelhardioid leaves and fruits from the European Tertiary. Part II. – Tertiary Research, **6/3**: 109–134, 5 Taf., 5 Abb.; Leiden.
* *Pflanzen*

Jankowski, B. (1980): Die Geschichte der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar. – Bochumer geol. geotechn. Arb., **6**: 1–315, 61 Abb., 13 Tab.; Bochum.
*** *Geologie, Geomorphologie, Sedimentologie*

Kirchheimer, F. (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. IX+783 S., 53 Taf.; Halle/Saale (Knapp).
* *Pflanzen*

Klüpfel, G. (1865): Geologische Mittheilungen. 1. Zur Tertiärflora der schwäbischen Alb. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **21**: 152–156; Stuttgart.
* *Pflanzen*

Kranz, W. (1908): Bemerkungen zur 7. Auflage der geologischen Übersichtskarte von Württemberg, Baden, Elsass usw. nebst Erläuterungen von C. Regelmann. – Cbl. Mineral., Geol. Paläont., **1908**: 589–596, 610–618, 651–659, 5 Abb.; Stuttgart.
* *Gastropoden [taxonomisch relevant]*

Krautter, M., mit Beitr. von Franz, M. (1995): Geologische Karte von Baden-Württemberg 1: 25000, Erläuterungen Blatt 7423 Wiesensteig. 148 S., 6 Taf., 17 Abb., 2 Tab., 5 Beil.; Freiburg i. Breisgau (Geologisches Landesamt Baden-Württemberg).
** *Geologie, Fossillagerstätte*

Krautter, M. & Schweigert, G. (1991): Bemerkungen zur Sedimentation, Flora und dem Paläoklima des Randecker Maars (Unter-/Mittel-Miozän, Schwäbische Alb). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1991**: 505–514, 2 Abb.; Stuttgart.
** *Geologie, Geomorphologie, Fossillagerstätte, Klima*

Kühbandner, M. & Schleich, H. H. (1994): *Odontomyia*-Larven aus dem Randecker Maar (Insecta: Diptera, Stratiomyidae). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 163–167, 1 Taf., 1 Abb.; München.
* *Insekten, Zweiflügler*

Kull, U. (2000): Exkursion Mittlere Schwäbische Alb, Exkursionsführer. – Arb. Mitt. Biol. Inst. Univ. Stuttgart, **30**: 57–290, zahlr. Abb.; Stuttgart.
* *Geologie, Exkursionsführer*

Kvaček, Z. & Walther, H. (1988): Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. II. Teil – *Castanopsis* (D. Don) Spach, *Trigonobalanus* Forman, *Trigonobalanopsis* Kvaèek & Walther. – Feddes Repert., **99**: 395–418, 24 Taf., 4 Abb., 1 Kt.; Berlin.
* *Pflanzen [taxonomisch relevant]*

Lichter, G. (1979): Fossilien bergen, präparieren und ausstellen. Geräte und Techniken un-

ter besonderer Berücksichtigung der Gesteinsarten. 144 S., 59 Taf., 39 Abb., 7 Tab.; Stuttgart (Franckh'sche Verlagshandlung). * *Präparation*

Lippolt, H. J., Todt, W. & Baranyi, I. (1973): K-Ar ages of basaltic rocks from the Urach volcanic district (SW Germany). – Fortschr. Mineral., Beih., **50/3**: 101–102; Stuttgart. * *Altersstellung*

Löffler, T. & Westphal, F. (1982): Eine Salamandrinen-Larve aus dem Jungtertiär des Randecker Maars (Schwäbische Alb). – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **137**: 55–63, 3 Abb.; Stuttgart. * *Wirbeltiere, Amphibien*

Lorenz, V. (1982): Zur Vulkanologie der Tuffschlote der Schwäbischen Alb. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **64**: 167–200, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. * *Vulkanologie, Geomorphologie*

Lutz, H. (1997): Taphozönosen terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten – ein Beitrag zur Rekonstruktion des aquatischen Paläoenvironments. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **203**: 173–210, 2 Abb., 2 Tab.; Stuttgart. * *Insekten, Taphonomie*

Lutz, H., Neuffer, F. O., Harms, F.-J., Schaal, S., Micklich, N., Gruber, G., Schweigert, G. & Lorenz, V. (2000): Tertiäre Maare als Fossillagerstätten: Eckfeld, Messel, Randeck, Höwenegg, Öhningen. – Mainzer naturwiss. Archiv, Beih., **24**: 125–160, 15 Abb.; Mainz. *** *Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

Mädel, E. (1960): Mahagonihölzer der Gattung *Carapoxylon* n. g. (Meliaceae) aus dem europäischen Tertiär. – Senckenbergiana lethaea, **41**: 393–400, 6 Taf., 6 Abb.; Frankfurt/Main. * *Pflanzen [taxonomisch relevant]*

Mäussnest, O. (1974): Die Eruptionspunkte des Schwäbischen Vulkanismus. Teil II. – Z. Deutsch. Geol. Ges., **125**: 277–352; Hannover. ** *Geologie, Vulkanismus, Fossillagerstätte*

– (1978): Karte der vulkanischen Vorkommen der Mittleren Schwäbischen Alb und ihres Vorlandes (Schwäbischer Vulkan) 1: 100000; Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg). * *Vulkanismus*

Mai, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Mitteleuropas. 691 S., 14 Taf., 257 Abb.; Jena, Stuttgart & New York (G. Fischer). * *Pflanzen, Klima*

Malzahn, E. (1936): Ein neuer Fund von *Rana hauffiana* aus dem Dysodilschiefer des Randecker Maares. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **25**: 53–56, 1 Abb.; Stuttgart. * *Wirbeltiere, Amphibien*

Meier, R. (1990): Mathematisch-statistische Untersuchungen zum Vulkanismus des Urach-Kirchheimer Vulkangebiets. – Arb. Inst. geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., **85**: 1–102, 61 Abb., 2 Tab., 1 Beil.; Stuttgart. * *Vulkanismus*

Mörs, T. (1995): Die Sedimentationsgeschichte der Fossillagerstätte Rott und ihre Altereinstufung anhand neuer Säugetierfunde (Oberoligozän, Rheinland). – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **187**: 1–129, 14 Taf., 14 Abb.; Frankfurt/Main. * *Limnologie, Diatomeen*

Mohr, B. & Gregor, H.-J.(1984): Blüten von *Gleditsia knorrii* mit Pollen vom Typ *Tricolporopollenites wackersdorfensis* aus den mittelmiozänen Dysodilen des Randecker Maares (Schwäbische Alb). – Paläont. Z., **58**: 189–195, 3 Abb.; Stuttgart. * *Pflanzen [taxonomisch relevant]*

Müller, W. (1954): Das Obermiozän im Randecker Maar. – Der Aufschluss, **5**: 86–88, 3 Abb.; Heidelberg. * *Fossillagerstätte*

Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Arillo, A. & Peñalver, E. (1999): A review of the Eurasian fossil species of the bee *Apis*. – Palaeontology, **42**: 243–285, 2 Taf., 13 Abb.; London. * *Insekten, Bienen [taxonomisch relevant]*

Naumann, C. M. (1985): Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Mitt. Münch. entomol. Ges., **67**: 1–25, 3 Abb.; München. * *Insekten, Schmetterlinge*

– (1987): On the phylogenetic significance of two Miocene zygaenid moths (Insecta, Lepidoptera). – Paläont. Z., **61**: 299–308, 14 Abb.; Stuttgart. * *Insekten, Schmetterlinge [taxonomisch relevant]*

Neumann, U. (1999): Der miozäne Intraplatten-Vulkanismus des Uracher Vulkangebiets (Exkursion E am 8. April 1999). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **81**: 77–86, 1 Abb.; Stuttgart. * *Vulkanismus, Exkursionsführer*

Neumann, U., Metz, P. & Westphal, F. (1992): Vulkanismus der Schwäbischen Alb. – Beih. Europ. J. Mineral., **4/2**: 1–37, 7 Abb.; Stuttgart. * *Vulkanismus, Exkursionsführer*

Papenfuss, K.-H. (1974): Mineralogisch-petrographische Untersuchungen an den vulkanischen Tuffen im Uracher Vulkangebiet (Schwäbische Alb). – Jh. Geol. Landesamt Baden-Württemberg, **16**: 13–34, 3 Abb.; Freiburg i. Breisgau.
* *Vulkanismus, Mineralogie*

Popov, Y. A. (1989): On the Miocene bug genus *Diacorixa*, with description of a new fossil species from Southern Germany (Insecta: Heteroptera, Corixidae). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **156**: 1–12, 14 Abb.; Stuttgart.
* *Insekten, Wanzen [taxonomisch relevant]*

Probst, E. (1986): Deutschland in der Urzeit. 479 S., zahlr. Abb., München (Bertelsmann).
* *Fossillagerstätte*

Quenstedt, F. A. (1864): Geologische Ausflüge in Schwaben. 377 S., Tübingen (Laupp).
* *Geologie, Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

– (1866–1867): Handbuch der Petrefaktenkunde, 2. Aufl., 982 S.; Tübingen (Laupp).
* *Pflanzen*

– (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl., 608 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).
* *Pflanzen*

Reich, H. (1915): Stratigraphische und tektonische Studien im Uracher Vulkangebiet. 67 S., 2 Abb., 1 Kt.; Freiburg i. Breisgau (Speyer & Kaerner). * *Geologie, Vulkanismus*

Reiss, H. (1936): Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit. – Entomol. Rdschau, **53**: 554–556, 1 Taf.; Stuttgart. * *Insekten, Schmetterlinge [taxonomisch relevant]*

Rosen, K. von (1913): Die fossilen Termiten: eine kurze Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Funde. – Transact. 2$^{\text{nd}}$ Congr. Entomol. 1912, Vol. 2, S. 318–335, 6 Taf.; Oxford. * *Insekten, Termiten [taxonomisch relevant]*

Rüffle, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. – Paläont. Abh., **1**: 139–298; Berlin. *** *Pflanzen [taxonomisch relevant], Klima*

– (1996): Leaves of Urticales from the Late Cretaceous and Early Tertiary in the Northern hemisphere and their oecology. – Rheedea, **6/1**: 115–126, 4 Abb.; Kerala/Indien.
* *Pflanzen [taxonomisch relevant]*

Sachs, P. M. (1988): Untersuchungen zum Stoffbestand der tiefen Lithosphäre an Xenolithen südwestdeutscher Vulkane. – Ber. Inst. Geophysik Univ. Stuttgart, **4**: 1–249; Stuttgart.
* *Vulkanismus*

Schauderna, H. (1983): Die Diatomeenflora aus den miozänen Seeablagerungen im Nördlinger Ries. – Palaeontographica, B, **188**: 83–193, 27 Taf., 15 Abb., 10 Tab., 2 Beil.; Stuttgart. * *Pflanzen, Diatomeen, Limnologie*

Schawaller, W. (1986): Fossile Käfer aus miozänen Sedimenten des Randecker Maars in Südwestdeutschland (Insecta: Coleoptera). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **126**: 1–9, 32 Abb.; Stuttgart. * *Insekten, Käfer*

Schawaller, W. & Ono, H. (1979): Fossile Spinnen aus miozänen Sedimenten des Randecker Maars in SW-Deutschland (Arachnidae: Araneae). – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **134**: 131–141, 2 Taf., 2 Abb.; Stuttgart. * *Spinnen [taxonomisch relevant]*

Schertz, E. (1941): Bericht über die Tagung der Deutschen Palaeontologischen Gesellschaft in Stuttgart und Tübingen vom 10.-15. August 1939. – Paläont. Z., **22**: 1–4; Berlin.
* *Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

Schleich, H. H. (1994): Neue Reptilfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 15. Neue Funde fossiler Chamäleonen aus dem Neogen Süddeutschlands. – Courier Forsch-Inst. Senckenberg, **173**: 175–195, 5 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Frankfurt a. Main.
* *Wirbeltiere, Reptilien [taxonomisch relevant]*

Schneider, E. (1951): Obermiozäne Blätterkohle (Dysodil) im Randecker Maar. – Der Aufschluss, **2**: 140–141; Heidelberg. * *Fossillagerstätte*

Schübler, G. (1825): Über die Höhlen der württembergischen Alp, in Verbindung mit Beobachtungen über die Basaltformationen dieser Gebirgskette. – Arch. Ges. Naturlehre, **5**: 1–60, 1 Taf.; Nürnberg. * *Geologie, Vulkanismus*

Schweigert, G. (1992): Die untermiozäne Flora (Karpatium, MN 5) des Süßwasserkalks von Engelswies bei Meßkirch (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **188**: 1–55, 7 Taf., 5 Abb.; Stuttgart. * *Pflanzen, Klima*

– (1993): Die mittelmiozäne Flora (MN 7) von Steinheim am Albuch (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **148**: 61–96, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart. * *Pflanzen, Klima*

– (1996): Vergleichende Faziesanalyse, Paläoökologie und paläogeographisches Umfeld tertiärer Süßwasserkarbonate auf der westlichen Schwäbischen Alb und im Hegau (Baden-Württemberg). – Profil, **9**, 1–100, 101 Abb.; Stuttgart. * *Sedimentpetrologie, Klima*

– (1998): Alles schon mal dagewesen – Vegetationsgeschichte Südwestdeutschlands von der Tertiärzeit bis heute. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Zwischen Schwarzwald und Ries. Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, 2, 199–208, 15 Abb.; München (Pfeil). ** *Fossillagerstätte, Pflanzen, Klima*

– (1998): Das Randecker Maar – ein fossiler Kratersee am Albtrauf. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **43**: 1–70, 53 Abb.; Stuttgart. *** *Fossillagerstätte, Übersicht*

Schwenkel, H. (1950): Die Tertiärzeit. – *In*: Schwenkel, H. (Hrsg.): Heimatbuch des Kreises Nürtingen. Band 1. S. 72–86, 15 Abb.; Nürtingen. * *Geologie, Geomorphologie, Vulkanismus, Fossillagerstätte*

– (1950): Was das Randecker Maar erzählt. – Schwäb. Heimat, **1**: 123–129, 8 Abb.; Stuttgart. * *Geologie, Geomorphologie, Vulkanismus, Fossillagerstätte*

Seehuber, U. (1994): Die miozäne Wirbeltierfauna des Randecker Maares. – Ber. naturwiss. Ver. Schwaben, **98**: 9–23, 6+5 Abb.; Augsburg. * *Wirbeltiere, Verschiedenes*

Seemann, R. (1926): Geologische Untersuchungen an einigen Maaren der Albhochfläche. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **82**: 81–110, 5 Abb.; Stuttgart. ** *Geologie, Vulkanismus*

– (1934): Geologische Untersuchungen im Randecker Maar. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **90**: LXXXVI–LXXXVIII; Stuttgart. * *Geologie, Vulkanismus, Fossillagerstätte*

– (1936): Die geologische Geschichte des Randecker Maars. – Bl. Schwäb. Albver., **48**: 185–188, 1 Abb., 1 Kt.; Tübingen. ** *Geologie, Vulkanismus, Fossillagerstätte*

Sieber, E. (1905): Fossile Süßwasserostrakoden aus Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **61**: 321–46, 2 Taf., 16 Abb.; Stuttgart. * *Ostrakoden*

Sternberg, K. (1999): Fossile Libellen in Baden-Württemberg. – *In*: Sternberg, K. & Buchwald, R. (Hrsg.): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1: Allgemeiner Teil, Kleinlibellen (Zygoptera). 15–16, 2 Abb.; Stuttgart (Ulmer). * *Insekten, Schmetterlinge*

Süss, H. & Mädel, E. (1958): Über Lorbeerhölzer aus miozänen Schichten von Randeck (Schwäbische Alb) und Ipolytarnóc (Ungarn). – Geologie, **7**: 80–99, 5 Taf., 2 Abb.; Berlin. * *Pflanzen [taxonomisch relevant]*

Szyndlar, Z. & Böhme, W. (1993): Die fossilen Schlangen Deutschlands: Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung. – Mertensiella, **3**: 381–431, 7 Abb.; Bonn. * *Wirbeltiere, Reptilien*

Szyndlar, Z. & Schleich, H. H. (1993): Description of Miocene Snakes from Petersbuch 2 with Comments on the Lower and Middle Miocene Ophidian Faunas of Southern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **192**: 1–47, 10 Abb.; Stuttgart. * *Wirbeltiere, Reptilien*

Wager, R. (1931): Über gangförmiges Auftreten von vulkanischem Material im Urach-Kirchheimer Vulkangebiet. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **87**: 79–93, 1 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. * *Geologie, Vulkanologie*

Wagner, G. (1956): Vom schwäbischen Vulkan. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **111**: 108–126, 2 Kt.; Stuttgart. * *Geologie, Vulkanologie*

Wagner, G. & Koch, A. (1961): Raumbilder zur Erd- und Landschaftsgeschichte Südwestdeutschlands. 33 S., 16 Abb.; Schmiden (Repro-Verlag). * *Geomorphologie, Landschaftsgeschichte*

Wehrli, H. (1938): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. VII. *Anchitherium aurelianense* Cuv. von Steinheim a. Albuch und seine Stellung im Rahmen der übrigen anchitheriienen Pferde. – Palaeontographica, Suppl., **8/7**: 1–56, 4 Taf., 4 Abb.; Stuttgart. * *Wirbeltiere, Pferde*

Weiskirchner, W. (1980): Der obermiozäne Vulkanismus in der Mittleren Schwäbischen Alb (Exkursion C am 8. April 1980). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **62**: 39–41, 1 Abb.; Stuttgart. * *Geologie, Vulkanismus, Exkursionsführer*

Westphal, F. (1963): Ein fossilführendes Jungtertiär-Profil aus dem Ober-Miozän des Randecker Maars (Schwäbische Alb). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **45**: 27–43, 1 Taf., 7 Abb.; Stuttgart. * *Geologie, Fossillagerstätte, Verschiedenes*

– (1967): Eine Fledermaus (Tadarida, Chiroptera) aus dem Obermiozän des Randecker Maars (Schwäbische Alb). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1967**: 564–570, 5 Abb.; Stuttgart. * *Wirbeltiere, Säugetiere*

– (1977): Miozäne Salamandriden aus dem Randecker Maar. – Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br., **67**: 393–403, 3 Abb.; Freiburg. * *Wirbeltiere, Amphibien*

– (1980): Die Fossillagerstätte Holzmaden (mit Anfahrt über die „Erkenbrechtsweiler Berghalbinsel" und das Randecker Maar) (Exkursion B am 8. April 1980). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **62**: 27–31, 3 Abb.; Stuttgart. * *Fossillagerstätte, Exkursionsführer*

WUNDERLICH, J. (1985): Eine bisher unbekannte fossile Krabbenspinne aus dem Randecker Maar in Südwest-Deutschland (Arachnida: Araneae: Thomisidae). – N. entomol. Nachr., **14**: 4–13, 15 Abb.; Keltern. * *Spinnen [taxonomisch relevant]*

ZEUNER, F. (1942): Two new Fossil Butterflies of the Family Pieridae. – Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 11, **9**: 409–416, 1 Abb.; London. * *Insekten, Schmetterlinge*

ZEUNER, F. & MANNING, F. J. (1976): A monograph on fossil bees (Apoidea). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. Ser., **27**: 149–268, 4 Taf.; London. * *Insekten, Bienen [taxonomisch relevant]*

ZIEGLER, B. (1986): Der schwäbische Lindwurm. Funde aus der Urzeit. 171 S., 166 Abb.; Stuttgart (Theiss). * *Fossillagerstätte*

– (1988): Führer durch das Museum am Löwentor. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **27**: 1–100, 133 Abb.; Stuttgart. * *Fossillagerstätte*

Anschrift der Verfasser:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert@gmx.de

Dr. G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail: bechly@gmx.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 303	5 S., 1 Abb.	Stuttgart, 15. 3. 2001

Erstnachweis der Unterfamilie Arietitinae Hyatt (Ammonoidea) aus der „Oolithenbank“ (Hettangium, Angulata-Zone) Südwestdeutschlands

First proof of Arietitinae Hyatt (Ammonoidea) from the “Oolithenbank” (Hettangian, Angulata Zone) in southwestern Germany

Von Rudolf Schlatter, Leipzig

Mit 1 Abbildung

Zusammenfassung

Aus der „Oolithenbank“ (Hettangium) im Wutachgebiet (Süd-Württemberg) wird mit dem Fund von *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt) (Ammonoidea) der erste Nachweis eines Vertreters der Arietitinae Hyatt aus dieser in Württemberg charakteristischen Schicht an der Basis der Angulata-Zone (Complanata-Subzone) erbracht.

Summary

From the “Oolithenbank” (Hettangium) in the Wutach area (southern Württemberg) the first representative of early Arietitinae Hyatt (Ammonoidea) is described. The find can be allocated to the species *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt). The “Oolithenbank” is a characteristic bed at the base of the Angulata-Zone (Complanata-Subzone) in Württemberg.

1. Einleitung

In den Jahren 1985 bis 1991 hat der Verfasser umfangreiche Untersuchungen zur Ammonitenführung der Oolithenbank (Ober-Hettangium) zwischen Donau und Rhein durchgeführt (Klettgau, Wutachgebiet und Baar). Die systematische und biostratigraphische Auswertung der zahlenmäßig sehr reichen, horizontiert entnommenen *Schlotheimia*-Fauna ist noch nicht erfolgt. Das gesamte Ammonitenmaterial wird seit 1998 in der paläontologischen Sammlung des Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart aufbewahrt. Im Zusammenhang und in Ergänzung der sehr ausführlichen Dokumentation der Arietitinae Hyatt aus dem Hettangium Württembergs durch BLOOS (1994) soll in vorliegender Veröffentlichung der erste und nur in einem Einzelexemplar vorliegende Nachweis dieser Unterfamilie aus der Oolithenbank gesondert beschrieben werden.

Dank

Während der Entstehung dieser Veröffentlichung unterstützte mich Herr Dr. G. Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, in dankenswerter Weise mit Rat und Tat.

2. Bisheriger Kenntnisstand

Frühe Arietitinae aus dem Hettangium Württembergs – inbesondere aus der Subzone der *Schlotheimia complanata* – hat erstmals BLOOS (1994) umfassend beschrieben. Auf der Basis von umfangreichem, horizontiert aufgesammeltem Fundgut konnte dieser Autor die bis dahin sehr beschränkte Kenntnis früher Arietitinae nicht nur für Württemberg, sondern auch für NW-Europa wesentlich erweitern.

Die Funde aus Württemberg ließen sich dabei einer Gruppe zuordnen, die mit der Gattung *Schreinbachites* BLOOS 1994 – Typusart ist *Arietites retroversicostatus* CANAVARI – charakterisiert ist. Die beiden aus der Complanata-Subzone Süddeutschlands beschriebenen Arten *Schreinbachites laqueoides* (HYATT 1889) und die später auftretende Art *Schreinbachites vaihingensis* BLOOS 1994 kennzeichnen zwei verschiedene biostratigraphische Abschnitte dieser Subzone. Die von BLOOS 1994 beschriebenen Vorkommen in Württemberg liegen sämtliche – mit einer noch unsicheren Ausnahme aus der Laqueus-Subzone (Liasicus-Zone) von Stuttgart-Degerloch (ibd.: 45, Abb. 39) – lithostratigraphisch über der Oolithenbank (alpha 2 I: BLOOS 1976: 32–35). Aus der Oolithenbank selber, die in Württemberg die Basis der Angulata-Zone bildet, fehlte bis jetzt ein Nachweis. Der nun vorliegende Erstfund von *Schreinbachites laqueoides* (HYATT) aus der Oolithenbank des Wutachgebiets (Südbaden) erweitert somit den bisherigen Kenntnisstand.

3. Paläontologie

Überfamilie Psilocerataceae HYATT 1867
Familie Arietitidae HYATT 1875
Unterfamilie Arietitinae HYATT 1875

Gattung *Schreinbachites* BLOOS 1994

Typusart: *Arietites retroversicostatus* CANAVARI 1882.

Diagnose der Gattung: BLOOS 1994: 17-18.

Schreinbachites laqueoides (HYATT 1889)
Abb. 1

Synonymie und ausführliche Artdiagnose: BLOOS (1994: 29–30).

Beschreibung des Neufunds. – Das vorliegende Exemplar zeigt im wesentlichen die arttypischen Merkmale der Spezies von HYATT recht deutlich. Herr Dr. G. Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, dem ich diesen Fund zur fach-

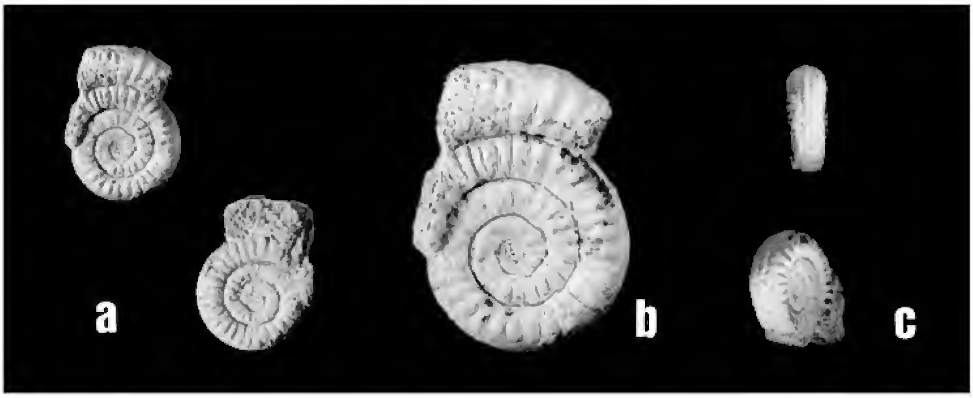


Abb. 1. *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt), Oolithenbank, Hettangium, Angulata-Zone, Complanata-Subzone; Oberes Aubachtal bei Mundelfingen, Wutachgebiet (Baden-Württemberg).- Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, Inv. Nr. 62612.
a: Lateralansichten; x 1. b: vergrößerte Lateralansicht; x 2. c: Externansichten; x 1.

lichen Mitbegutachtung vorlegte, hat sich zu der von ihm durchgeführten Feinpräparation, Bildherstellung und Determination freundlicherweise wie folgt geäußert (Brief vom 28. 4.1995):

„Die Präparation des kleinen Arieten machte unerwartete Schwierigkeiten. Es scheint sich um ein Steinkernexemplar zu handeln. Ohne Schale als Anhaltspunkt läuft eine weitere mechanische Präparation ins Ungefähre, und eine chemische Präparation mit KOH würde das Stück zerstören. Die Folge ist, daß auch die photographischen Aufnahmen nicht optimal sind. Feinere Details sind erhaltungsbedingt nicht zu erkennen. Was die Aufnahmen an Merkmalen zeigen, ist Folgendes: das Anwachsen ist relativ langsam, die Windungsbreite ist größer als die Windungshöhe, die Berippungsdichte ist relativ hoch, die Berippung ist etwas unregelmäßig, und die Rippen sind zumindest auf dem Fragment der letzten Windung nach rückwärts geneigt. Was nicht zu sehen ist: die genaue Form der externen Endigung der Rippen, die Skulptur der innersten Windungen sowie die Lobenlinie. Nach den erkennbaren Merkmalen läßt sich das Stück ohne größere Schwierigkeit mit *S[chreinbachites] laqueoides* vergleichen, etwa meinem Stück [1994] Taf. 1, Fig. 8.“

Die ursprüngliche Größe des Stücks wird durch das aufsitzende Windungsfragment angedeutet; der Durchmesser läßt sich auf 25 mm schätzen, die zugehörige Nabelweite auf 14 mm. Die übrigen Gehäusemaße und ihre Relationen (s. Maßtabelle), liegen im Variationsbereich entsprechender Maße bei Bloos 1994: 30, Tab. 1 (letzte fünf Exemplare).

Maßtabelle

SMNS Inv.-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wb/Wh
62612	*25	*14 (56)	°5,0	°6,2	°1,24
	15,4	9,0 (58)	3,3	4,1	1,24

* Näherungswerte (s. Text) ° aufsitzender Windungsteil
Dm = Durchmesser, Nw = Nabelweite, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite. Sämliche Maße sind in Millimetern angegeben. Der Klammerausdruck nach der Nabelweite bedeutet deren prozentualen Anteil am Durchmesser (Dm = 100 %).

Das Windungsfragment zeigt auf der zum Nabel hin weisenden Seite Anzeichen von einer Septalfläche. Es liegt somit ein Phragmokon vor. Auf dem aufsitzenden

Windungsfragment sind neben dem Externkiel zwei deutliche, wenn auch noch seichte Furchen zu erkennen. Auf der vorhergehenden Windung sind Seitenfurchen nur angedeutet (Abb. 1c). Eine Rückwärtsneigung der Rippen ist auf dem aufsitzenden Windungsteil deutlich sichtbar; sonst stehen die Rippen radial (Abb. 1a, b).

Die Rippendichte (ca. 28 Rippen pro Umgang bei 15,4 mm Durchmesser bzw. 9 mm Nabelweite) ist für die Art relativ hoch, liegt aber innerhalb von deren Variabilität (vgl. Bloos 1994, Taf. 1, Fig. 6–10). Vergleicht man den Neufund mit Rippendichtewerten, die Guérin-Franiatte (1990: 160, Fig. 78) von Stücken entsprechender Größe innerhalb der Gattung *Gyrophioceras* Spath angibt, steht der Wert des Neufunds (Dm = 15 mm, N/2 = 17) zwischen den von der Autorin neu aufgestellten Arten *G. elegans* und *G. inversum*. Die letztere Art dürfte mit *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt) übereinstimmen (Bloos 1994: 29) sowohl hinsichtlich der Berippungsdichte als auch hinsichtlich der Art der Berippung (Rückwärtsneigung, Unregelmäßigkeiten). Die systematische Zugehörigkeit der übrigen von Guérin-Franiatte (1990, Taf. 30) abgebildeten und der Gattung *Gyrophioceras* Spath zugeordneten Arietitidae müßte noch geprüft werden.

4. Biostratigraphie

Der genaue Fundhorizont liegt 8 cm unterhalb der Oberkante der Oolithenbank im Profil des oberen Aubachtals bei Mundelfingen (Baden-Württemberg, Blatt Nr. 8116 Bonndorf, Koordinaten: R 3459.840/ H 5302.650), welche hier die Basis der Angulata-Zone bildet. Die stark eisenoolithische Kalkbank mit einer Mächtigkeit von 75±5 cm hat eine eingehende sedimentologische Beschreibung durch Schloz (1972) erfahren. Ihr lithostratigraphisches Äquivalent im benachbarten Klettgau ist die Angulatus-Bank oder Badische Angulatenbank (vgl. Darstellung in Schlatter 1989: 153, Abb. 5). Nach bisherigem Kenntnisstand gehört die für Baden-Württemberg charakteristische Oolithenbank zur Complanata-Subzone. Im Hangenden schließen sich wenig mächtige Tone mit drei konkretionsartigen Schillbänkchen und Kalkkonkretionen an, welche nach den darin vorkommenden Schlotheimien die Depressa-Subzone und damit den obersten Bereich der Angulata-Zone charakterisieren (Bloos 1979: 37, Abb. 7; 1997: 11–12 mit Profildarstellung Mundelfingen/oberes Aubachtal; Hahn 1971; Schlatter 1988: 9).

Der hier vorliegende Neufund von *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt) aus der Oolithenbank ist der erste und zugleich lithostratigraphisch tiefste gesicherte Nachweis eines Vertreters der Arietitidae (exklusive Alsatitinae) in Baden-Württemberg. Der lithostratigraphische Horizont liegt noch unterhalb der Dachbank des Gmünder Sandsteins (alpha 2 II; Bloos 1976: 35), dem Hauptvorkommen von *Schreinbachites laqueoides* (Hyatt), und ist somit vom noch darüber befindlichen Niveau des *Schreinbachites vaihingensis* Bloos (alpha 2 III,2 bis zur Untergrenze des Hauptsandsteins) klar abgetrennt (vgl. Bloos 1994, Abb. 19, 21, 22). Mit dem Neufund in der Oolithenbank ist die Complanata-Subzone Südwestdeutschlands durch frühe Arietitinae nunmehr weitgehend in zwei biostratigraphische Einheiten gegliedert: in einen tieferen mit *Schreinbachites laqueoides* und einen höheren mit *Schreinbachites vaihingensis*. Bei den Schlotheimien findet an der Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten kein deutlicher Wechsel statt (Mitt. G. Bloos).

5. Literatur

Arkell, W. J., Kummel, B. & Wright, C.W. (1957): Mesozoic Ammonoidea.– *In*: Moore, R.C.: Treatise on Invertebrate Paleontology, part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. S. L80-L492, 435 Abb.; Lawrence/Kansas.

Bloos, G. (1976): Untersuchungen über Bau und Entstehung der feinkörnigen Sandsteine des Schwarzen Jura alpha (Hettangium und tiefstes Sinemurium) im schwäbischen Sedimentationsbereich.– Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., **71**: 1–269, 27 Taf., 60+IX Abb.; Stuttgart.

– (1979): Über den Jura am Großen Haßberg (Unterfranken, N-Bayern) mit Bemerkungen zum Rät.– Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **44**, 53 S., 3 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

– (1994): Frühe Arietitidae (Ammonoidea) aus dem Hettangium (Angulata-Zone, Unt. Lias) von Württemberg (SW-Deutschland).– Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **219**, 67 S., 4 Taf., 39 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Bloos, G., Dietl, G., Schlatter, R., Schweigert, G. & Urlichs, M. (1997): DUGW-Stratigraphische Kommission für Jura-Stratigraphie, Jahrestagung 1997 in Blumberg-Achdorf, Wutachtal (7.5.-10.5. 1997). 43 S., 37 Abb.; Stuttgart.– [Exkursionsführer; Beitrag G. Bloos, S. 11–12, 1 Profil]

Donovan, D.T., Callomon, J.H. & Howarth, M.K. (1981): Classification of the Jurassic Ammonitina.– *In*: House, M.R. & Senior, J.R. (Hrsg.): The Ammonoidea.– Systematics Assoc., spec. vol. **18**: 101–155; London & New York.

Guérin-Franiatte, S. (1990): Ammonites du Lias inférieur de France (II): Psiloceratidae, Schlotheimiidae et premiers Arietitidae.– Mém. G.E.R.G.H. Montpellier, **29**, 209 S., 30 Taf., 88 Abb.; Montpellier.

Hyatt, A. (1889): Genesis of the Arietidae.– Smithonian Contrib. Knowledge, **673**, XI + 238 S., 14 Taf., 35 Abb., 6 Tab.; Washington.

Hahn, W. (1971): Der Jura.– *In*: Sauer, K.F.J. & Schnetter, M.: Die Wutach. Naturkundliche Monographie einer Flußlandschaft.– Die Natur- u. Landschaftsschutzgebiete Baden-Württemb., **6**: 117–133, Abb. 30–36; Freiburg i. Br.

Schlatter, R. (1988): *Alsatites schalchi* nov. sp. (Ammonoidea) aus der Oolithenbank (Hettangium) von Pfohren (Baar, Baden-Württemberg).– Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen, **33**: 27–38, 4 Abb.; Schaffhausen.

– (1989). Ein geologischer Querschnitt durch den Randen von Schleitheim nach Schaffhausen bis Thayngen (Exkursion H am 30. März 1989).– Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **71**: 149–165, 9 Abb.; Stuttgart.

Schloz, W. (1972): Zur Bildungsgeschichte der Oolithenbank (Hettangium) in Baden-Württemberg.– Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., **76**: 101–212, 18 Taf., 40 Abb., 11 Tab.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. R. Schlatter, Naturkundemuseum, Lortzingstr. 3, D-04105 Leipzig.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 304	12 S.	Stuttgart, 28. 9. 2001

Die Landpflanzen-Taphozönose aus dem Posidonienschiefer des Unteren Jura (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) in Deutschland und ihre Deutung

The taphocoenosis of the terrestrial plants from the Posidonia Shales of the Lower Jurassic (Schwarzer Jura ε, Lower Toarcian) in Germany and its interpretation

Von Volker Wilde, Frankfurt am Main

Zusammenfassung

Sieht man von Treibholz ab, kommen pflanzliche Makroreste im Posidonienschiefer des unteren Jura (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) von Deutschland selten vor. Die Taphozönose umfaßt Fragmente von Schachtelhalmsprossen, Zweige und Zweigbruchstücke von Koniferen (zwei Arten), Blätter und Blattfragmente von Bennettiteen (vier Arten) sowie einen Wedeltyp, der möglicherweise von einer Pteridosperme stammt. Eine größere Diversität der Koniferen deutet sich bei den bestimmbaren Holzresten an. Alle Pflanzenreste des Posidonienschiefers unterlagen vor ihrer Einbettung starker Fragmentierung und waren dann, wie auch Pollen und Sporen, Transport und Sortierung ausgesetzt. Darum können aus der vorliegenden Taphozönose kaum Rückschlüsse auf die Diversität der Vegetation und die Verteilung einzelner Taxa auf den angrenzenden Festlandsgebieten gezogen werden.

Abstract

With the exception of driftwood, macroscopic plant remains are comparatively rare in the German Lower Jurassic Posidonia Shale (Schwarzer Jura ε, Lower Toarcian). The taphocoenosis is composed of fragmentary equisetalean shoots, twigs and twig fragments of conifers (two species), leaves and leaf fragments of bennettitaleans (four species), and a putative pteridospermalean frond. Moreover, some diversity of conifers is suggested by several types of gymnospermous wood. All of the plant remains are representing resistant fragments which were subject to fragmentation, transport and sorting before final embedding. Transport and sorting were also the major factors in shaping the land-derived microflora. Therefore, any conclusions with regard to the diversity of the vegetation and the distribution of individual taxa on the adjacent dry land must remain highly speculative.

Einleitung

Der Posidonienschiefer des unteren Jura (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) ist in Deutschland für eine Fülle gut erhaltener Makrofossilien berühmt geworden (z. B. URLICHS et al. 1979, RIEGRAF et al. 1984, SEILACHER 1990, BÖTTCHER 1998a, b). Wenn man von (Treib-) Holzresten absieht, gehören Pflanzenreste darunter eher zu den Seltenheiten. Sie treten jedoch nicht nur quantitativ in den Hintergrund, sondern verteilen sich auch auf verhältnismäßig wenige Arten.

Die erste Beschreibung von Pflanzenresten aus dem Posidonienschiefer in Deutschland stammt von KURR (1845). Diese zunächst als Anhang zu einer Festschrift erschienene Monographie wurde im darauf folgenden Jahr in unveränderter Form noch einmal separat veröffentlicht (KURR 1846). Aus diesem Grund finden sich in der Literatur unterschiedliche Angaben zum Erscheinungsjahr. Am Beginn des 20. Jahrhunderts beschäftigte sich SALFELD (1907, 1909) erneut mit den bis dahin bekannt gewordenen Pflanzenresten aus dem süddeutschen und dem norddeutschen Posidonienschiefer. Später bezog KRÄUSEL (1924) die beiden Koniferenarten aus dem Posidonienschiefer in seine Untersuchungen an Kutikulen von mesozoischen Koniferen ein. Im Zusammenhang mit der monographischen Bearbeitung der Koniferen aus dem Jura von Yorkshire beziehungsweise einer Revision jurassischer Pflanzenreste aus Frankreich untersuchten HARRIS (1979) und BARALE (1981) zu Vergleichszwecken noch einmal Material von *Pagiophyllum araucarinum* aus dem Posidonienschiefer von Süddeutschland, während BRACHERT (1987) einige Neufunde von Schachtelhalmresten abbildete. Mehrere Arbeiten haben sich mit den bestimmbaren Holzresten beschäftigt (SCHULTZE-MOTEL 1960, VOGELLEHNER 1982, MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1988, 1989, 1990). Ansonsten beschränken sich die Kenntnisse auf reine Auflistungen, Erwähnungen im Text und nicht näher kommentierte Abbildungen (zum Beispiel THIERGART 1944, WUNNENBERG 1928, 1950, URLICHS et al. 1979, RIEGRAF et al. 1984, BÖTTCHER 1998a).

Schachtelhalmgewächse

Aus dem Posidonienschiefer von Nord- und Süddeutschland wurde eine größere Zahl von meist stark fragmentierten und nicht besonders gut erhaltenen, jedoch eindeutigen Schachtelhalmresten beschrieben (SALFELD 1909, BRACHERT 1987). Soweit erkennbar, waren in den meisten Fällen Blattscheiden entwickelt, jedoch läßt der Erhaltungszustand eine nähere Bestimmung nicht zu. So erscheint in Anlehnung an WATSON & BATTEN (1990) und KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) lediglich eine Zuordnung zur Gattung *Equisetites* STERNBERG 1833 gerechtfertigt. In ihr sollten Reste von Schachtelhalmgewächsen vereinigt werden, die weder eindeutig zur heutigen Gattung *Equisetum* L., noch eindeutig zu einer der anderen ausgestorbenen Gattungen gestellt werden können. Neben schmalen Sproßabschnitten liegen aus dem Posidonienschiefer auch einige Fragmente von etwas breiteren Achsen und Reste von entsprechenden Blattscheiden vor. Ob diese Unterschiede auf die Existenz verschiedener Arten schließen lassen, oder lediglich auf die Überlieferung von Fragmenten verschiedener ontogenetischer Stadien (Hauptachsen beziehungsweise distale Sproßabschnitte) zurückzuführen sind, kann beim derzeitigen Stand der Kenntnis nicht entschieden werden.

Lediglich bei zwei der sechs von BRACHERT (1987) mit der Gattung *Neocalamites* HALLE 1908 in Zusammenhang gebrachten Fossilien sind auf den Abbildungen keine eindeutigen Blattscheiden erkennbar. Gleichzeitig ist hier die Zahl der Blattspuren offensichtlich deutlich geringer als die Zahl der Leitbündelspuren. Diese Tatsache läßt eine Zuordnung zu der genannten Gattung bei diesen Resten zumindest möglich erscheinen (HALLE 1908, HARRIS 1961).

Gattung *Equisetites* STERNBERG 1833
Equisetites sp.

1909 *Equisetites* sp. cf. *Equ. Münsteri* Sternberg. – SALFELD, Palaeontographica, **56**(1): 7, Taf. 2 Fig. 3–4.
1909 *Equisetites* sp. cf. *Equ. Bunburyanus* Zigno. – SALFELD, Palaeontographica, **56**(1): 7–8, Taf. 2, Fig. 8–9.
1909 *Equisetites* sp. cf. *Equ. columnaris* Brongniart. – SALFELD, Palaeontographica, **56**(1): 8, Taf. 2 Fig. 2, 5–7.
1909 *Equisetites* sp. n. sp. (?). – SALFELD, Palaeontographica, **56**(1): 9, Taf. 2 Fig. 1.
1987 *Equisetites* cf. *muensteri* Sternberg 1833. – BRACHERT, Geol. Bl. Nordost-Bayern, **37**(3/4): 226, Taf. 20 Fig. 1.
1987 *Equisetites* sp. – BRACHERT, Geol. Bl. Nordost-Bayern, **37**(3/4): 226, Taf. 20 Fig. 2.
1987 *Equisetum* sp. – BRACHERT, Geol. Bl. Nordost-Bayern, **37**(3/4): 226, Taf. 20 Fig. 5.
1987 *Neocalamites* sp. – BRACHERT, Geol. Bl. Nordost-Bayern, **37**(3/4): 226, Taf. 20 Fig. 3–4, 7–8.

Gattung *Neocalamites* HALLE 1908
?*Neocalamites* sp.

1987 *Neocalamites* sp. – BRACHERT, Geol. Bl. Nordost-Bayern, **37**(3/4): 226, Taf. 20 Fig. 6, 9.

Koniferen

Unter den zwei aus dem Posidonienschiefer bekannt gewordenen Arten von Koniferen überwiegen die Reste von *Pagiophyllum araucarinum* (POMEL 1849) BARALE 1981. Sie sind schon durch die gattungstypischen, hakenartig abstehenden und verhältnismäßig kräftigen Blätter gekennzeichnet. Nomenklatorisch hat diese Art eine komplizierte Geschichte (HARRIS 1979, BARALE 1981). Die hier verwendete Kombination wurde offensichtlich erstmalig von BARALE (1981) benutzt, der auch das von SALFELD (1907, Taf. 18 Fig. 3) abgebildete Fundstück aus dem süddeutschen Posidonienschiefer zum Neotypus erklärte.

Bei den wenigen Resten aus dem Posidonienschiefer, die zu der von KURR (1845) als „*Cupressites liasinus*" beschriebenen Art gehören, läßt die dicht spiralig ansitzende Belaubung der Zweige, bei der die einzelnen Blätter auf etwa 2/3 ihrer Länge mit dem Zweig verwachsen sind, an eine Zugehörigkeit zur Formgattung *Brachyphyllum* BRONGNIART 1828 ex LINDLEY & HUTTON 1836 im Sinne von HARRIS (1979) denken (KELLER & WILDE im Druck, WILDE in Vorbereitung). Da das betreffende Material nicht abgebildet wurde, kann nur vermutet werden, daß auch die von WUNNENBERG (1927, 1950) aus der Gegend von Braunschweig erwähnten *Brachyphyllum*-Reste zu dieser bisher nur aus Süddeutschland beschriebenen Art gehören.

Leider wurden die von WUNNENBERG (1950) aus Norddeutschland erwähnten Koniferenzapfen nie abgebildet oder beschrieben. Inzwischen liegt dem Verfasser jedoch ein weiterer Koniferenzapfen aus Süddeutschland zur Bearbeitung vor (cf. *Hirmerella* sp.).

Gattung *Pagiophyllum* Heer 1881

Pagiophyllum araucarinum (Pomel 1849) Barale 1981

1845 *Araucaria peregrina* Lindley. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 9, Taf. 1 Fig. 1.

1846 *Araucaria peregrina* Lindley. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 9, Taf. 1 Fig. 1.

1847 *Araucarites peregrinus* Presl in Sternb. – Endlicher, Synopsis coniferarum: 301.

1848 *Araucarites peregrinus* Presl i. St. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abtheilung, A: 91. – [In einer Auflistung von Arten, ohne Erwähnung des württembergischen Materials]

*1849 *Moreauia araucarina* Pom. – Pomel, Amtlicher Bericht über die 25. Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte: 350.

1870–1872 *Pachyphyllum Kurrii* (Pomel) Sch. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, **2**: 250–251.

1885 *Araucarites peregrina*. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1142.

1890 *Pagiophyllum peregrinum* Heer (*Araucaria* Lindl. et Hutt.) . – Schimper & Schenk, Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung, Palaeophytologie: 276.

1907 *Pagiophyllum kurri* Schimper. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 186–188, Taf. 18 Fig. 1–3, Taf. 19, Fig. 1

?1909 *Pagiophyllum* sp. cf. *Kurri* Schimper. – Salfeld, Palaeontographica, **56**(1): 28, Taf. 2 Fig. 10. – [Zugehörigkeit zur betreffenden Art nach Harris (1979: 29) fraglich]

1923 *Pagiophyllum Kurrii* (Schimp.) Heer. – Kräusel, Senckenbergiana, **5**(3/4): 87–88, Abb. 2.

1968 *Pagiophyllum kurri*. – Schaarschmidt, Paläobotanik II: Abb. 96.

1979 *Pagiophyllum kurrii* (Schimper) Salfeld. – Harris, The Yorkshire Jurassic flora, V: 28–34, Abb. 11–13, Taf. 3 Fig. 4–5.

1981 *Pagiophyllum araucarinum* (Pomel) Saporta. – Barale, Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, **81**: 172–177, Abb. 45, Taf. 49–50.

Gen. indet.

„*Cupressites*" *liasinus* Kurr 1845

*1845 *Cupressites liasinus* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 10, Taf. 1 Fig. 2.

1846 *Cupressites liasinus* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 10, Taf. 1 Fig. 2.

1847 *Widdringtonites liasinus* Endl. – Endlicher, Synopsis coniferarum: 272.

1848 *Cupressites liasinus* Kurr. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abteilung, A: 362. – [In einer Auflistung von Arten]

1849 *Moreauia Kuhrii* Pom. – Pomel, Amtlicher Bericht über die 25. Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte: 351.

1850 *Widdringtonites liasinus* Endl. – Unger, Genera et species plantarum fossilium: 343.

1870–1872 *Widdringtonites liasicus* (Kurr) H. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, **2**: 330.

1885 *Cupressites liasinus* Kurr. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1145. – [“Scheint“ nach den Angaben im Text zu *Widdringtonites* zu gehören]

1885 *Cupressites liasinus*. – Quenstedt, Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: Taf. 98 Fig. 8.

1890 *Widdringtonites liasinus* Heer. – Schimper & Schenk, Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung, Palaeophytologie: 311.

1907 *Widdringtonites liasinus* Kurr. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 188–189, Taf. 17, Taf. 18 Fig. 4–6.

1923 *Cupressites liasinus* Kurr. – Kräusel, Senckenbergiana, **5**(3/4): 88.

1979 *Widdringtonites liasicus.* – Urlichs, Wild & Ziegler, Stuttgarter Beitr. Naturkde., Reihe C, 11: Abb. 50.

Bennettiteen

Die Gattungszugehörigkeit der Bennettiteen-Belaubungen aus dem Posidonienschiefer kann in Anlehnung an Watson & Sincock (1992) festgelegt werden und richtet sich nach dem Ansitzen der einzelnen „Fiedern“ an der Rhachis der wedelartigen Blätter. So ist ihre Basis bei *Zamites* symmetrisch und leicht eingeschnürt, was bei den beiden von Kurr (1845) und Salfeld (1907) beschriebenen und abgebildeten Arten aus dem Posidonienschiefer, besonders aber bei *Z. acutifolius* (Kurr 1845: Taf. 1 Fig. 5) ausgeprägt ist. Die für *Otozamites* typische Asymmetrie der Basis findet sich bei *O. gracilis* nur verhältnismäßig schwach angedeutet (Salfeld 1907: Taf. 19 Fig. 2–7 und Taf. 20 Fig. 1–2). Beim Holotypus von *Pterophyllum acutifolium* zeichnet sich an der Basis eine leichte Verbreiterung ab (Salfeld 1907: Taf. 16 Fig. 2), die für diese Gattung charakteristisch ist. Außerdem sind, wie für diese Gattung weiterhin typisch, die einzelnen „Fiedern“ deutlich länger als breit.

Gattung *Otozamites* Braun 1843
Otozamites gracilis (Kurr 1845) Miquel 1861

*1845 *Zamites gracilis* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 11, Taf. 1 Fig. 4.
1846 *Zamites gracilis* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 11, Taf. 1 Fig. 4.
1848 *Zamites gracilis* Kurr. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abtheilung, A: 1378. – [In einer Auflistung von Arten]
1856 ? *Zamites gracilis* Kurr. – Bornemann, Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens: 58. – [Mit Fragezeichen „als Art von *Pterophyllum* zu betrachten“]
1861 *Otozamites gracilis* Miq. (*Zamites*, Kurr, *Pterophyllum imbricatum* Ettingh. – Miquel, Prodromus systematis Cycadearum: 32.
1870–1872 *Otozamites gracilis* Kurr. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, 2: 171.
1885 *Zamites gracilis* Kurr. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1126–1127.
1885 *Zamites gracilis.* – Quenstedt, Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: Taf. 95 Fig. 7.
1890 *Zamites gracilis* Kurr. – Schimper & Schenk, Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung, Palaeophytologie: 218.
1890 *Ctenophyllum* (*Pterophyllum* Kurr) *gracile.* – Schimper & Schenk, Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung, Palaeophytologie: 223.
1907 *Otozamites* (*Ptilophyllum?*) *gracilis* Kurr. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 183–186, Taf. 19 Fig. 2–7, Taf. 20 Fig. 1–2.

Gattung *Pterophyllum* Brongniart 1828
Pterophyllum acutifolium Kurr 1845

*1845 *Pterophyllum acutifolium* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 12, Taf. 1 Fig. 6.
1846 *Pterophyllum acutifolium* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 12, Taf. 1 Fig. 6.
1848 *Pterophyllum acutifolium* Kurr. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abtheilung, A: 1055. – [In einer Auflistung von Arten]
1856 *Pterophyllum acutifolium* Kurr. – Bornemann, Über organische Reste der Letten-

kohlengruppe Thüringens: 56. – [„dürfte in die Gattung *Dioonites* aufzunehmen sein"]

1861 *Dioonites acutifolius* Bornem. (*Pterophyllum* Morr. – Kurr ?). – Miquel, Prodromus systematis Cycadearum: 31.

1870–1872 *Dioonites Kurrii* Sch. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, **2**: 149.

1885 *Pterophyllum acutifolium* Kurr. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1127.

1885 *Pterophyllum acutifolium.* – Quenstedt, Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: Taf. 95 Fig. 13.

1890 *Dioonites Kurri* Sch. (*Pteroph. acutifol.* Kurr). – Schimper & Schenk, Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung, Palaeophytologie: 224.

1907 *Dioonites acutifolium* Kurr 1846. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 180–181, Taf. 16 Fig. 2.

Gattung *Zamites* Brongniart 1828

Zamites mandelslohi Kurr 1845

*1845 *Zamites Mandelslohi* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 10–11, Taf. 1 Fig. 3.

1846 *Zamites Mandelslohi* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 10–11, Taf. 1 Fig. 3.

1848 *Zamites Mandelslohi* Kurr. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abtheilung, A: 1378. – [In einer Auflistung von Arten]

1851 *Otozamites Mandelslohi*, EJ. (*Zamites*, Kurr.). – Miquel, Tijdschrift wis- en natuurkundige Wetenschappen, **4**: 210.

1861 *Otozamites Mandelslohi* Brongn. (*Zamites* Kurr). – Miquel, Prodromus systematis Cycadearum: 32.

1870–1872 *Otozamites Mandelslohi* Kurr. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, **2**: 171.

1885 *Zamites Mandelslohi* Kurr. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1127, 1128. – [Soll nach den Angaben im Text auf S. 1128 zu *Otozamites* gehören]

1885 *Zamites Mandelslohi.* – Quenstedt, Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: Taf. 95 Fig. 15.

1907 *Otozamites Mandelslohi* Kurr 1846. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 182–183, Taf. 16 Fig. 1.

Zamites oblongifolius (Kurr 1845) Bornemann 1856

*1845 *Pterophyllum oblongifolium* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: S. 12, Taf. 1 Fig. 5.

1846 *Pterophyllum oblongifolium* nob. – Kurr, Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs: 12, Taf. 1 Fig. 5.

1848 *Pterophyllum oblongifolium* Kurr. – Bronn, Index palaeontologicus, 1. Abtheilung, A: 1056. – [In einer Auflistung von Arten]

1851 *Sphenozamites oblongifolius*, (*Pterophyllum*, Kurr.). – Miquel, Tijdschrift wis- en natuurkundige Wetenschappen, **4**: 210.

1856 *Zamites oblongifolius.* – Bornemann, Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens: 55.

1861 *Sphenozamites oblongifolius* Brongn. (*Pterophyllum* Kurr). – Miquel, Prodromus systematis Cycadearum: 31.

1870–1872 *Glossozamites oblongifolius* (Kurr) Sch. – Schimper, Traité de paléontologie végétale, **2**: 163.

1885 *Pterophyllum oblongifolium* Kurr. – Quenstedt, Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: 1127.

1885 *Zamites oblongifolia.* – Quenstedt, Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Auflage: Taf. 95, Fig. 14.

1907 *Glossozamites oblongifolium* Kurr 1846. – Salfeld, Palaeontographica, **54**(4): 181.

Pflanzenreste unbekannter Zugehörigkeit

Im Posidonienschiefer von Süd- und Norddeutschland kommen regelmäßig kohlig erhaltene Reste vor, die zunächst entfernt an kleine *Ginkgo*-Blätter erinnern. Der Verfasser konnte im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart und in der Privatsammlung VAHLDIEK (Böhme-Altenwahlingen) eine Reihe von entsprechenden Belegen einsehen. Dabei war jedoch in keinem Falle eine Nervatur, die auf Blätter hinweisen würde, eindeutig erkennbar. Dafür waren regelmäßig mehr oder weniger konzentrische Strukturen zu beobachten, wie sie manchmal bei den derben Fruchtkörpern holzbewohnender Pilze, wie zum Beispiel den Trameten, auftreten. Vorbehaltlich weiterer Untersuchungen muß die Natur dieser auffälligen kohligen Reste derzeit offen bleiben.

Incertae sedis

1907 *Ginkgo digitata* Brongniart (Sternberg). – SALFELD, Palaeontographica, **54**(4): 189–191, Taf. 18 Fig. 7.
1909 Blattreste (?) unbekannter Zugehörigkeit. – SALFELD, Palaeontographica, **56**(1): 33, Taf. 2 Fig. 11–14.
1950 Unbestimmter Pflanzenrest. – WUNNENBERG, N. Jb. Geol. Paläont. Monatsh., **1950**: Abb. 8.

Hölzer

Die häufigsten und wohl auch bekanntesten Pflanzenreste aus dem Posidonienschiefer in Deutschland stellen die inkohlt oder in Gagat-Erhaltung vorliegenden (Treib-)Holzreste dar (WUNNENBERG 1950, EINSELE & MOSEBACH 1955, WELLER & WERT 1993, KELLER & WILDE, im Druck), die eine Länge von sechs Metern und eine Breite von einem halben Meter erreichen können (RIEGRAF et al. 1984). Darunter sind Reste von großen Stämmen, an denen zahlreiche Seelilien angeheftet waren und in situ eingebettet wurden (KLAEHN 1929). Einige der Holzreste sind jedoch zumindest teilweise strukturbietend erhalten (phosphatisiert, „verkalkt" oder verkieselt; WUNNENBERG 1950, EINSELE & MOSEBACH 1955). Sie lassen sich deshalb mit Hilfe von Dünnschliffen untersuchen und konnten zum Teil näher bestimmt werden (SCHULTZE-MOTEL 1962, VOGELLEHNER 1982, MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1988, 1989, 1990). Dabei wurden die von SCHULZE-MOTEL (1960) im Rahmen einer unveröffentlichten Dissertation beschriebenen Arten (siehe SCHULZE-MOTEL 1962) erst von MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL (1988, 1989, 1990) gültig publiziert. Sie konnten zu einer Reihe von Formtaxa für isolierte Sekundärholzreste von Gymnospermen gestellt werden. In einigen Fällen wird dabei eine Zugehörigkeit zu Koniferen aus den Familien der Taxodiaceae beziehungsweise Podocarpaceae diskutiert (VOGELLEHNER 1982). Bei den beschriebenen Taxa handelt es sich in alphabetischer Reihenfolge im einzelnen um:

- *Circoporoxylon grandiporosum* MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1990 (Groß-Gschaidt bei Erlangen)
- *Cupressinoxylon* sp. (Form 1) (MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1990: 66, Reutlingen, Württemberg)
- *Podocarpoxylon* sp. (MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1990: 64, Wenzen zwischen Einbeck und Alfeld, Niedersachsen)

- cf. *Podocarpoxylon* sp. (MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1990: 64/65, ehemalige Grube „Georg-Friedrich“ unweit Liebenberg bei Grauhof im Harzvorland)
- *Protocupressinoxylon catenatum* MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1989 (von verschiedenen Fundstellen in Württemberg; bei VOGELLEHNER 1982 auch für die Fränkische Alb angegeben)
- *Protocupressinoxylon liasinum* SCHULTZE-MOTEL 1960 (nach VOGELLEHNER 1982)
- Protopinaceae sp. (MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1989: 62, verschiedene Fundstellen in Württemberg und Niedersachsen)
- *Protophyllocladoxylon franconicum* VOGELLEHNER 1966 (nach VOGELLEHNER 1982, Fränkische Alb)
- cf. *Taxodioxylon* (MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1990: 67–70, verschiedene Fundstellen in Bayern, Württemberg, Westfalen und Niedersachsen)
- *Xenoxylon* cf. *barberi* (SEWARD) KRÄUSEL 1949 (Lehrte bei Hannover, SCHULTZE-MOTEL 1988)
- *Xenoxylon ellipticum* MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL 1988 (ehemalige Grube Basley, Dörnten unweit Liebenburg, Kreis Goslar)

Es darf an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß sich sowohl in palynologischen als auch in kohlepetrographischen Präparaten des Posidonienschiefers mikroskopisch kleine Holzreste nachweisen lassen (THIERGART 1944, JACOB 1968, MÄDLER 1968, WILLE 1982, LOH et al. 1986), die manchmal sogar in größerer Zahl vorkommen. Ihr überwiegender Anteil liegt dabei offensichtlich in Form von Holzkohlesplittern vor (MÄDLER 1968, JACOB 1968, WILLE 1982). Da Holzkohle besonders resistent gegenüber Zersetzung und Oxidation ist, kann aus dieser Tatsache allein jedoch keineswegs auf eine erhöhte Frequenz von Waldbränden auf dem angrenzenden Festland geschlossen werden, und man muß mit einem reinen Sortierungseffekt rechnen.

Die Mikroflora

Die Mikroflora des Posidonienschiefers wird von verschiedenartigen Algenresten geprägt (MÄDLER 1968, WILLE & GOCHT 1979, WILLE 1982, LOH et al. 1986, RIEGEL et al. 1986), unter denen die Prasinophyceen eine besondere Rolle spielen. Pollen und Sporen, die sich von der Vegetation auf den an das entsprechende Meeresbecken angrenzenden Landgebieten herleiten lassen, kommen nur untergeordnet vor (MÄDLER 1968, LOH et al. 1986, RIEGEL et al. 1986). Dabei überwiegen die von Koniferen stammenden Pollenkörner gegenüber Farnsporen bei weitem (THIERGART 1944, MÄDLER 1968, WILLE 1982).

Deutung der Taphozönose

Die Makroflora des Posidonienschiefers kann als ausgesprochen arm an Arten bezeichnet werden. So wurden neben Schachtelhalmresten lediglich zwei Arten von Koniferen und vier Arten von Bennettiteen beschrieben. Hinzu kommt das bei BÖTTCHER (1998a) abgebildete Exemplar eines Pteridospermen-Wedels (*Pachypteris* sp.). Sieht man von den Schachtelhalmresten ab, handelt es sich ausnahmslos um Reste derber Zweige und Wedel von Gymnospermen, bei denen man eine gewisse Transportresistenz vermuten kann. Reste von Farnen fehlen bisher völlig. Sieht man von einer Lage mit Resten von Koniferenzweigen ab, die von WUNNENBERG (1950) in der Gegend von Braunschweig beobachtet wurde, handelt es sich immer um Einzelfunde.

Es erscheint zunächst auffällig, daß aus dem Posidonienschiefer verhältnismäßig viele Fragmente von Schachtelhalmgewächsen bekannt geworden sind. Eine Erklärung hierfür könnte sein, daß die betreffenden Pflanzen mono- oder oligotypische Bestände am Rande der in das Posidonienschiefer-Meer mündenden Gewässer bildeten. Dort konnten sie dann im Verlauf von Hochwasserereignissen losgerissen und anschließend beim Transport sowie durch Wellenschlag, möglicherweise insbesondere bei den gelegentlichen, von Seilacher (1990) postulierten Sturmereignissen, leicht fragmentiert werden. Somit hätten für eine Verdriftung auf das offene Meer hinaus schließlich nur noch die nach der Aufarbeitung verbliebenen Fragmente zur Verfügung gestanden. Von der Taphonomie her würde sich damit der Vergleich mit dem heutigen Schilfrohr *Phragmites* ergeben, das am Rande flacher stehender und langsam fließender Gewässer ausgedehnte Bestände bilden kann („Schilfgürtel"). Hier sind immer wieder Spülsäume zu beobachten, die wesentlich aus den sklerotisierten Stengelfragmenten des Schilfrohrs bestehen (eigene Beobachtungen). Es ist sogar nicht auszuschließen, daß einige Schachtelhalme der erdgeschichtlichen Vergangenheit, übrigens wiederum ähnlich wie das heutige Schilfrohr, schwach brackisches Wasser ertragen konnten (Watson & Batten 1990).

Unter den zwei Arten belaubter Koniferenzweige, die aus dem Posidonienschiefer bekannt geworden sind, überwiegt *Pagiophyllum araucarinum* (Pomel1849) Barale 1981 deutlich. Es gibt jedoch keinerlei Anhaltspunkte dafür, ob diese Tatsache ihren jeweiligen Anteil an der Vegetation des Liefergebietes widerspiegelt. Weiterhin ist auffällig, daß den zwei Arten belaubter Koniferenzweige eine größere Zahl von verschiedenartigen Gymnospermenhölzern gegenübersteht, die wahrscheinlich zumeist von Koniferen stammen. Die Holzreste weisen somit auf eine deutlich höhere Diversität der Koniferen-Flora im Liefergebiet hin, als die Reste von belaubten Zweigen. Wahrscheinlich ist diese Tatsache, ähnlich wie das verhältnismäßig häufige Auftreten von inkohlt erhaltenen oder gagatisierten Stämmen, auf die gegenüber belaubten Zweigen größere Schwimmfähigkeit von holzigen Achsen zurückzuführen. Für das Vorliegen von „Treibhölzern", die erst nach einer längeren Drift eingebettet wurden, spricht auch eine häufige Besiedelung mit Muscheln und ausgewachsenen Seelilien (Klaehn 1929, Wunnenberg 1950, Seilacher 1990).

Zusammenfassend ergibt sich aus den vorliegenden Funden und Beobachtungen für den Posidonienschiefer das Bild von einer stark durch Aufarbeitung und Sortierung geprägten Pflanzen-Taphozönose. In einiger Entfernung von der nächsten Küstenlinie (für Süddeutschland etwa 100 Kilometer; Böttcher 1998a) gelangten nur noch wenige, besonders transportresistente Pflanzenteile zur Einbettung. Auch in der Zusammensetzung der Mikroflora dokumentiert sich, wie bereits von Thiergart (1944) erkannt wurde, ein starker Sortierungseffekt. Aus diesem Grunde sind Rückschlüsse auf die Diversität und die Verteilung der Vegetation auf dem angrenzenden Festland nur sehr eingeschränkt möglich.

Dank

Die vorliegende Zusammenfassung wurde im Zusammenhang mit der gemeinsamen Bearbeitung eines von Herrn T. Keller (Frankfurt/Wiesbaden) gefundenen Koniferenrestes angeregt. Herr Dr. M. Urlichs (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) ermöglichte die Einsicht der in seiner Obhut befindlichen Sammlungsbestände, darunter die Originale zu Kurr (1845, 1846). Herr B. Vahldiek (Böhme-Altenwahlingen) machte seine Sammlungsbestände aus dem Posidonienschiefer der Umgebung von Braunschweig zugänglich, und Herr Prof. Dr. W. Riegel (Göttingen) unterstützte die Angaben zur Mikroflora mit der Diskussion seiner Erfahrungen. Allen genannten Personen gilt ein herzlicher Dank.

Literatur

Barale, G. (1981): La paléoflore jurassique du Jura français: étude systématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. – Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, **81**: 1–467, 59 Abb., 12 Tab., 66 Taf.; Lyon.

Böttcher, R. (1998): Leben und Tod im Meer des Posidonienschiefers. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries. – Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**: 83–96, 25 Abb.; München (Pfeil). – [1998 a]

– (1998): Saurier der Meere – einzigartige Funde aus dem Posidonienschiefer. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries. – Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, **2**: 97–106, 12 Abb.; München (Pfeil). – [1998 b]

Bornemann, J. G. (1856): Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens. Ein Beitrag zur Fauna und Flora dieser Formation besonders über fossile Cycadeen, nebst vergleichenden Untersuchungen über die Blattstruktur der jetztweltlichen Cycadeengattungen. IX+85 S., 12 Taf.; Leipzig (Engelmann).

Brachert, T. C. (1987): Makrofossilführung der „Siemensi-Geoden" (Mittlerer Lias Epsilon, Unteres Toarcium) von Kerkhofen/Oberpfalz (Bayern): Neue Insekten- und Pflanzenfunde. – Geologische Blätter für Nordost-Bayern und angrenzende Gebiete, **37**(3/4): 217–240, 3 Abb., 2 Tab., Taf. 17–20; Erlangen.

Braun, C. F. W. (1843): Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. IV. Über fossile Zamien, zunächst über einige neue Arten der Gattung *Ctenis*. – *In*: Münster, G. Graf zu (Hrsg.): Beitraege zur Petrefacten-Kunde, **6**: 34–42, Taf. 11; Bayreuth.

Brongniart, A. (1828): Végétaux fossiles. – *In*: Dictionnaire des Sciences Naturelles, **57**: 16–212; Strasbourg & Paris (Levrault).

Bronn, H. G. (1848): Index palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen, Erste Abtheilung, A. Nomenclator palaeontologicus. LXXXIV+1382 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Endlicher, S. (1847): Synopsis coniferarum. IV+368 S.; St. Gallen (Scheitlin & Zollikofer).

Halle, T. G. (1908): Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens. – Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Ny Följd, **43**/1: 1–57, Taf. 1–9; Stockholm.

Harris, T. M. (1961): The Yorkshire Jurassic flora, I. Thallophyta-Pteridophyta. IX+212 S., 71 Abb.; London (British Museum (Natural History)).

– (1979): The Yorkshire Jurassic flora, V. Coniferales. VI+166 S., 68 Abb., 7 Taf.; London (British Museum (Natural History)).

Heer, O. (1881): Contributions à la flore fossile du Portugal. VIII+51, 28 Taf.; Lisbonne (Academie Royale des Sciences).

Jacob, H. (1968): Petrologische Untersuchungen an der organischen Substanz des nordwestdeutschen Posidonienschiefers. – Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, **58**: 407–442, 6 Abb., 8 Tab., 2 Taf.; Hannover.

Keller, T. & Wilde, V. (2000): Ein Koniferenrest aus dem Posidonienschiefer des Unteren Jura (Schwarzer Jura ε, Unter-Toarcium) von Süddeutschland. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **282**, 17 S., 10 Abb.; Stuttgart.

Kelber, K.-P. & Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (1998): *Equisetites arenaceus* from the Upper Triassic of Germany with evidence for reproductive strategies. – Review of Palaeobotany and Palynology, **100**/1–2: 1–26, 11 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Amsterdam.

Klaehn, H. (1929): Mit tierischem Besatz bewachsene Holzreste aus dem schwäbischen Posidonienmeer. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **85**: 138–163, 11 Abb.; Stuttgart.

Kräusel, R. (1923): Paläobotanische Notizen VII. Über Papillenbildung an den Spaltöffnungen einiger fossiler Gymnospermen. – Senckenbergiana, **5**/3–4: 81–96, 5 Abb., Taf. 3–4; Frankfurt am Main.

Kurr, J. G. (1845): Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs. – *Anhang* *an*: Einladungs-Schrift zu der Feier des Geburtsfestes Sr. Majestät des Königs Wilhelm von Württemberg in der königl. polytechnischen Schule zu Stuttgart den 27. September 1845: 1–17, 3 Taf.; Stuttgart (Guttenberg).

– (1846): Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs. 18 S., 3 Taf.; Stuttgart (Beck & Fränkel). – [Identisch mit KURR (1845)]

KVAČEK, J. & STRAKOVÁ, M. (1997): Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. – 1–201, 8 Abb., 67 Taf.; Prague (National Museum).

LOH, H., MAUL, B., PRAUSS, M. & RIEGEL, W. (1986): Primary production, maceral formation and carbonate species in the Posidonia shale of NW Germany. – Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **60**: 397–421, 7 Abb., 1 Tab.; Hamburg.

MÄDLER, K. (1968): Die figurierten organischen Bestandteile der Posidonienschiefer. – Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, **58**: 287–406, 4 Abb., 3 Tab., 16 Taf.; Hannover.

MIQUEL, F. A. G. (1851): Over de rangschikking der fossiele Cycadeae. – Tijdschrift voor de wis- en natuurkundige Wetenschappen, **4**: 205–227; Amsterdam (G.M.P. Londonck).

– (1861): Prodromus systematis Cycadearum. In honorem festi diei XV Kal. M. Julii MDCCCLXI quo Academia Rheno-Trajectina exacta XLV lustra celebrat. – 1–36; Ultrajecti, Amstelodami (C. van der Post, jr. und C.G. van der Post).

MÜLLER-STOLL, W. R. & SCHULTZE-MOTEL, J. (1988): Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 1: *Xenoxylon* und *Dadoxylon*. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **139**(1): 63–81, 1 Abb., 2 Taf.; Hannover.

– & – (1989): Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 2: Die protopinoiden Hölzer. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **140**/1–2: 53–71, 1 Abb., 3 Taf.; Hannover.

– & – (1990): Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 3: Abietoid (modern) getüpfelte Hölzer. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **141**/1–2: 61–77, 2 Abb., 2 Taf.; Hannover.

POMEL, A. (1849): Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. – *In*: MONHEIM, J. P. J. & DEBEY, M. H. (Hrsg.): Amtlicher Bericht über die 25. Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte: 331–354; Aachen (Beaufort).

QUENSTEDT, F. A. (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Auflage. VIII+1239 S., 443 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1885): Atlas zum Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Auflage. 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

RIEGEL, W., LOH, H., MAUL, B. & PRAUSS, M. (1986): Effects and causes in a blackshale event – the Toarcian Posidonia Shale of NW-Germany. – *In*: WALLISER, O. H. (Hrsg.): Global bio-events. – Lecture Notes in Earth Sciences, **8**: 267–276, 6 Abb.; Heidelberg (Springer).

RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). 195 S., 50 Abb., 12 Taf.; Stuttgart (Enke).

SAPORTA, G. DE (1876–1884): Paléontologie française ou description des fossiles de la France, 2e Série – Végétaux. Plantes Jurassiques, **3**, Conifères ou aciculaires. 672 S.; Paris (Masson). – [Nach Angaben von ZEILLER (zitiert in BARALE 1981) erschienen die *Pachyphyllum* betreffenden Seiten im Jahre 1879]

SCHAARSCHMIDT, F. (1968): Paläobotanik II, Mesophytikum und Känophytikum. 80 S., Abb. 62–117, 3 Tab., Taf. 7–16.; Mannheim & Zürich (Bibliographisches Institut).

SCHIMPER, W. P. (1870–1872): Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel, **2**. 968 S.; Paris (Baillère).

SCHIMPER, W. P. & SCHENK, A. (1890): Palaeophytologie. – *Als*: ZITTEL, A. (Hrsg.): Handbuch der Palaeontologie, II. Abtheilung. XI+958 S., 433 Abb.; München & Leipzig (Oldenbourg).

SCHULTZE-MOTEL, J. (1960): Anatomische Untersuchungen an mesozoischen Gymnospermen-Hölzern. – Dissertation Pädagogische Hochschule Potsdam. 156 S., 25 Taf.; Potsdam. – [Unveröffentlicht; Zitat nach VOGELLEHNER (1982), die betreffende Arbeit konnte bisher nicht eingesehen werden]

– (1962): Anatomische Untersuchungen an mesozoischen Gymnospermen-Hölzern. –

Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule Potsdam. Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe, **7**(1961/62): 343–344; Potsdam. – [Autorreferat der unveröffentlichten Dissertation]

Seilacher, A. (1990): Die Holzmadener Posidonienschiefer. Entstehung der Fossillagerstätte und eines Erdölmuttergesteines. – *In*: Weidert, W.K. (Hrsg.): Klassische Fundstellen der Paläontologie, **2**: 107–131; Korb (Goldschneck).

Sternberg, K., Graf (1833): Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, **2**(5/6). 80 S.; Prag (Spurny). – [Zitiert nach Angaben von Kvaček & Straková 1997]

Salfeld, H. (1907): Fossile Land-Pflanzen der Rät- und Juraformation Südwestdeutschlands. – Palaeontographica, **54**/4: 163–204, Taf. 14–22; Stuttgart.

– (1909): Beiträge zur Kenntnis jurassischer Pflanzenreste aus Norddeutschland. – Palaeontographica, **56**/1: 1–35, 2 Abb., Taf. 1–6. Stuttgart.

Thiergart, F. (1944): Die Pflanzenreste des Posidonienschiefers. – *In*: Brockamp, B.: Zur Paläogeographie und Bitumenführung des Posidonienschiefers im deutschen Lias. – Archiv für Lagerstättenforschung, **77**: 45–48, Abb. 16, Taf. 3–4; Berlin.

Unger, F. (1850): Genera et species plantarum fossilium. XL+628 S.; Wien (Braumüller).

Urlichs, M., Wild, R. & Ziegler, B. (1979): Fossilien aus Holzmaden. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Reihe C, **11**: 1–34, 50 Abb.; Stuttgart.

Vogellehner, D. (1982): Zur Anatomie und Systematik von „Treibhölzern“ aus dem Posidonienschiefer von Holzmaden (Schwäb. Alb) . – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **56**: 15–22, 4 Abb.; Frankfurt am Main.

Watson, J. & Batten, D. J. (1990): A revision of the English Wealden flora, II. Equisetales. – Bulletin of the British Museum (Natural History), **46**/1: 37–60, 67 Abb.; London.

Watson, J. & Sincock, C. (1992): Bennettitales of the English Wealden. 228 S., 133 Abb., 23 Taf.; London (The Palaeontographical Society).

Wille, W. (1982): Evolution and ecology of Upper Liassic dinoflagellates from SW Germany. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **164**: 74–82, 2 Abb.; Stuttgart.

Wille, W. & Gocht, H. (1979): Dinoflagellaten aus dem Lias Südwestdeutschlands. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **158**(2): 221–258, 29 Abb.; Stuttgart.

Wunnenberg, C. (1928): Beiträge zur Kenntnis des Lias ε in der Umgebung Braunschweigs. – Jahresbericht des Vereins für Naturwissenschaft Braunschweig, **20**(1925/26–1926/27): 56–80, 14 Abb.; Braunschweig.

– (1950): Zur Ausbildung des Posidonienschiefers in der Umgebung von Braunschweig mit besonderer Berücksichtigung der Fossilisation. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1950**: 146–182, 8 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Doz. Dr. V. Wilde, Forschungsinstitut Senckenberg, Paläobotanik, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Germany
e-mail: vwilde@sngkw.uni-frankfurt.de

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 305	23 S., 5 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 30. 6. 2001

Dimorphismus bei Krebsen der Gattung *Cycleryon* (Decapoda, Eryonidae) aus dem Oberjura Süddeutschlands

Dimorphism in *Cycleryon* (Decapoda, Eryonidae) from the Upper Jurassic of Southern Germany

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 5 Tafeln und 2 Abbildungen

Abstract

In comparison with other Upper Jurassic lithographic limestone sites of southern Germany, the eryonid decapod *Cycleryon spinimanus* (Germar) is somewhat more common in the Nusplingen Lithographic Limestone (southwestern Swabian Alb). The new findings comprise excellently preserved exuviae and many isolated chelae in different ontogenetic stages. *C. spinimanus* is recorded from the middle Ulmense Subzone (Late Kimmeridgian) to the latest Hybonotum Zone (Lower Tithonian) without remarkable morphological changes during this time span. For several reasons, especially concerning the chelate fifth pereiopod, it is very likely that *Cycleryon spinimanus* (Germar) and *Cycleryon propinquus* (Schlotheim), a cooccurring eryonid morphospecies of the Late Jurassic, are a dimorphic pair of sexes. Hence, „*spinimanus*" specimens represent the female and the „*propinquus*" specimens the male individuals of this biospecies. A lectotype is designated for *C. propinquus* (Schlotheim).

The mode of live of *Cycleryon* is discussed. Most probably the representatives of this genus lived within the coarse-grained sediment of shallower water.

Zusammenfassung

Im Nusplinger Plattenkalk (SW Schwäbische Alb) ist die Art *Cycleryon spinimanus* (Germar) im Vergleich zu anderen oberjurassischen Plattenkalkvorkommen Süddeutschlands etwas häufiger. Es kommen dort herausragend erhaltene Exuvien neben zahlreichen Scherenresten in verschiedenen ontogenetischen Stadien vor. Die untersuchten Belege dieser Form stammen von der mittleren Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgium bis in die jüngste Hybonotum-Zone des Unter-Tithonium. Eine evolutive Veränderung der Panzermerkmale ist während dieses Zeitraums nicht erkennbar. Vergleichende Untersuchungen, insbesondere im Hinblick auf die chelate Ausbildung des 5. Pereiopoden, lassen indes vermuten, daß *Cycleryon spinimanus* (Germar) und die gleichzeitig vorkommende Art *Cycleryon propinquus* (Schlotheim) Geschlechtspartner sind, wobei die unter „*spinimanus*" zusammengefaßten Stücke die weiblichen, die unter „*propinquus*" bekannten hingegen die männlichen Individuen derselben Biospezies darstellen. Für *C. propinquus* (Schlotheim) wird formell ein Lectotypus designiert.

Die Lebensweise von *Cycleryon* wird diskutiert. Wahrscheinlich lebten die Angehörigen dieser Gattung eingegraben im körnigen Substrat flacherer Meeresgebiete.

1. Einleitung

In oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands ist die durch ihren breiten Carapax gekennzeichnete Krebsgruppe der Eryoniden, von denen heute nur noch die Familie Polychelidae existiert, relativ formenreich vertreten. Neben Vertretern der Polychelidae (*Palaeopentacheles roettenbacheri*) und der Coleiidae (*Coleia longipes*) kommen mehrere Gattungen der Eryonidae vor (*Eryon*, *Cycleryon* und *Knebelia*). Während *Coleia longipes* (O. Fraas) anhand neuer Funde aus dem Nusplinger Plattenkalk kürzlich eingehender beschrieben werden konnte (Dietl & Schweigert 1999), wurden die übrigen dort vorkommenden Eryoniden nur kurz und allgemein dargestellt (Schweigert 2000). Die Eryoniden der Solnhofener Plattenkalke wurden bislang nicht neu untersucht. In der vorliegenden Arbeit werden nun zwei der Gattung *Cycleryon* zugehörige Formen näher analysiert.

Im Nusplinger Plattenkalk, dem einzigen fossilführenden Plattenkalk-Vorkommen der Schwäbischen Alb (Geologische Karte 1: 25000, Blatt 7819 Meßstetten, Schweizer 1994), sind Reste der ansonsten äußerst seltenen Eryoniden-Art *Cycleryon spinimanus* (Germar), die durch ihre bedornten Scherenfinger auf den ersten Blick auffällt, etwas häufiger. Die hervorragende Erhaltung einiger Neufunde gestattet eine präzise Merkmalsanalyse, insbesondere hinsichtlich ihrer verwandtschaftlichen Stellung im Verhältnis zu den anderen oberjurassischen Eryoniden. Untersucht wurde einerseits die Frage, ob sich die Nusplinger Exemplare mit ihrem Ober-Kimmeridgium-Alter von den jüngeren Stücken aus dem Unter-Tithonium der Südlichen Frankenalb unterscheiden und eine evolutive Entwicklung erkennen lassen, und andererseits, welche Beziehungen zu den weiteren Arten dieser Gattung bestehen.

Nähere Informationen über die Geologie des Nusplinger Plattenkalks, seinen Fossilinhalt und seine Erforschungsgeschichte ist aus Dietl & Schweigert (1999) zu entnehmen. Die Profilabfolgen sind in Dietl et al. (1998) dargestellt. Für die Eryoniden-führenden Plattenkalke der Südlichen Frankenalb existieren bislang nur verallgemeinernde Darstellungen (Barthel 1978; Frickhinger 1994, 1999). Im neu untersuchten Vorkommen von Brunn in Ostbayern fehlen bislang jegliche Nachweise von Eryoniden (Röper et al. 1996) ebenso wie auch in den Plattenkalken von Hienheim bei Kelheim (Röper & Rothgaenger 1998).

Abkürzungen im Text:

BMS	Bürgermeister-Müller-Museum Solnhofen
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
GPIT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen
JME	Jura-Museum Eichstätt
MBH	Museum Bergér, Harthof bei Eichstätt
MNHB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
v. o.	von oben

Dank

Ich danke M. Kapitzke und M. Rieter (beide SMNS) für die meisterhafte Ausführung der schwierigen Präparation der bei den neuen Grabungen im Nusplinger Plattenkalk geborgenen Eryoniden. Dr. T. Becker (Berlin), Dr. M. Röper (Solnhofen), R. Panchaud (Basel), Dr. G. Schairer (München) und Dr. A. Liebau (Tübingen) ermöglichten das Studium von Vergleichsmaterial aus süddeutschen Plattenkalken. Dr. G. Viohl (Eichstätt) verdanke ich Informationen zu weiteren Fundstücken. Dr. M. Röper (Solnhofen) gab darüber hinaus wertvolle Hinweise zum regionalen Vorkommen bestimmter Arten. Dr. G. Dietl (Stuttgart) danke ich für zahlreiche Diskussionen und die Durchsicht des Manuskripts. Frau R. Harling (Stuttgart) fertigte die Mehrzahl der Fotografien an. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für ihre großzügige finanzielle Unterstützung der Nusplinger Grabung und deren Auswertung (Projekt DI 680/1).

2. Zur Verbreitung von *Cycleryon propinquus* und *C. spinimanus*

Die durch überprüfte Belegexemplare gesicherte stratigraphische Reichweite von *Cycleryon propinquus* reicht von der mittleren Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgium (Nusplinger Plattenkalk) bis in die Moernsheimense-Subzone des Unter-Tithonium (Mörnsheimer Plattenkalk von Daiting und Mörnsheim). Exakt dieselbe stratigraphische Reichweite besitzt auch *C. spinimanus*. Die Überlieferung dieser Krebsgruppe dürfte allerdings auf das Vorliegen einer Plattenkalk-Fazies oder ähnlicher Fossillagerstätten-Typen beschränkt sein. Zunächst könnte daran gedacht werden, daß beide gleichzeitig vorkommenden Formen etwas unterschiedliche ökologische Nischen besetzt hätten und so nicht in Konkurrenz zueinander traten. Andererseits ist in einem solchen Fall auch ein Geschlechtsdimorphismus in Betracht zu ziehen (s.u.). Die Seltenheit insbesondere von gut und vollständig erhaltenen Exemplaren läßt keine statistisch relevanten Populationsanalysen zu. WALTHER (1904) gab *C. spinimanus* lediglich von Solnhofen und Nusplingen an und hielt *C. propinquus* für regional weiter verbreitet. Es hat den Anschein, als ob *C. spinimanus* in detritusreicheren Plattenkalken wie denen von Nusplingen und von Daiting etwas häufiger vorkäme als in eher feinkörnigen wie denjenigen von Solnhofen oder Eichstätt. In Wirklichkeit sind die *spinimanus*-Exemplare nur viel seltener, konnten aber inzwischen auch aus den meisten Vorkommen mit *C. propinquus* nachgewiesen werden. Morphologisch signifikante Unterschiede der überlieferten Panzermerkmale zwischen verschiedenaltrigen Belegstücken konnten weder bei *C. propinquus* noch bei *C. spinimanus* festgestellt werden.

3. Zur Interpretation von *Cycleryon spinimanus* als Geschlechtspartner von *C. propinquus*

Wie bereits OPPEL (1862) zu Recht konstatierte, steht *Cycleryon spinimanus* (GERMAR) der Art *C. propinquus* (SCHLOTHEIM) in allen wesentlichen Merkmalen, abgesehen von der eigentümlichen Bedornung der Scherenhände, sehr nahe. Die Umrißform des Carapax ist bei *C. spinimanus* allerdings etwas eckiger, was besonders bei kleinen Individuen auffällt. Unterschiedliche Verhältniswerte (z.B. Länge des Dactylus/Carapaxlänge oder Länge des Propodus/Carapaxlänge), wie sie v. KNEBEL (1909) als arttypisch angab, halten einer Überprüfung bei vermehrtem Untersuchungsmaterial nicht stand. Die Meßwerte schwanken bereits innerhalb einer

Art vom selben Fundort erheblich, offenbar in erster Linie abhängig von der Größe der Individuen. FRAAS (1855) glaubte die beiden Arten durch die Feinornamentierung des Carapax unterscheiden zu können. Die angeblich stärkere Ornamentierung von *C. spinimanus* beruht lediglich auf stärkerer Zersetzung der ihm vorgelegenen Exuvien von *C. propinquus*, doch liegen insbesondere von der südlichen Frankenalb *C. propinquus*-Stücke in genau derselben Erhaltung wie von *C. spinimanus* vor. Das v. KNEBEL (1909) vorgelegene, schlecht präparierte Material von *C. spinimanus* ließ genaue Vermessungen des Carapax gar nicht zu. Beide Arten sind somit nach ihrem Merkmalsgefüge ohne Zweifel als engstens miteinander verwandt anzusehen. Vergleicht man das Telson und die Uropoden, so sind *propinquus*- und *spinimanus*-Exemplare nicht voneinander unterscheidbar, hingegen weicht der Telson von *Eryon arctiformis* in seiner Ornamentierung deutlich ab, indem die zur Spitze laufenden Pustelreihen bei letzterem sehr eng beieinander liegen. Bei OPPEL (1862, Taf. 3, Fig. 1) wurden diese Pusteln deswegen fälschlicherweise sogar nur in einer einzigen, median liegende Reihe dargestellt.

Die verblüffende Übereinstimmung zwischen *Cycleryon spinimanus* und *C. propinquus* läßt sich wohl besser als Geschlechtsdimorphismus denn als Vorliegen zweier separater Biospezies interpretieren. Bei Dekapoden ist ein Geschlechtsdimorphismus nicht ungewöhnlich (vgl. CHARNIAUX-COTTON 1960), aber bisher bei fossilen Taxa nur selten nachgewiesen, sieht man einmal von fossilen Krabben ab, bei denen die geschlechtsspezifischen Körperregionen leichter der Beobachtung zugänglich sind (z.B. SCHWEITZER HOPKINS & FELDMANN 1997; GARASSINO & FORNACIARI 2000). Da bei vielen Taxa die Unterscheidungsmerkmale beider Geschlechter nicht oder nur ausnahmsweise fossil überliefert werden, besitzt der Dimorphismus in der Regel keine Bedeutung bei der Artbeschreibung. Im Falle jurassischer Dekapoden vermutete FÖRSTER (1967) bei Penaeiden der Gattung *Aeger* aus dem Solnhofener Plattenkalk einen Geschlechtsdimorphismus, doch konnte er diesen nicht überzeugend nachweisen, da die verschiedenen, sich in der Ausbildung ihres Kopfsporns unterscheidenden *Aeger*-Arten anscheinend räumlich getrennt vorkommen. Bei den Dendrobranchiata, zu denen *Aeger* gehört, ist rezent der Geschlechtsdimorphismus nur sehr schwach ausgeprägt, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Reptantia (vgl. SCHRAM 1985: 243, 300).

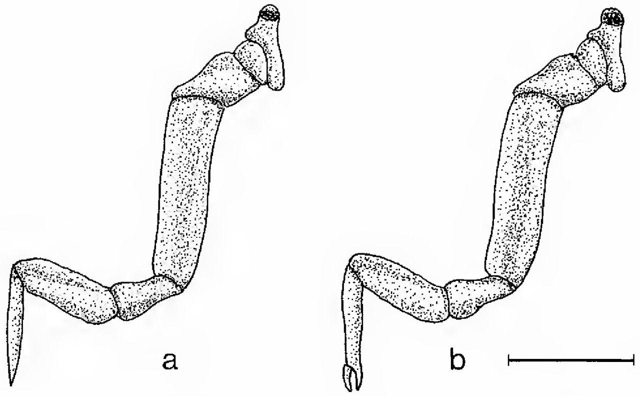


Abb. 1. Vergleich der 5. Pereiopoden von a) *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♂ und b) *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♀ (= *spinimanus* GERMAR). – Maßstab 1 cm.

Im Fall von *Cycleryon spinimanus/propinquus* ergab eine Überprüfung zahlreicher hinreichend gut erhaltener Belegstücke, daß das letzte Pereiopodenpaar bei den „*spinimanus*"-Stücken stets chelat ist, während bei den „*propinquus*"-Stücken eine solche Schere immer fehlt (Abb. 1). Bei den modernen Eryoniden stellt ein derartiger Unterschied ein wichtiges sekundäres Geschlechtsmerkmal dar, wobei die chelate Ausbildung auf die weiblichen Individuen beschränkt ist und zum Festhalten bei der Begattung dient (BALSS 1924). Lediglich bei der rezenten Gattung *Willemoesia* kommt eine chelate Ausbildung der fünften Pereiopoden in beiden Geschlechtern vor. Eine achelate Ausbildung der fünften Pereiopoden in beiden Geschlechtern ist dagegen bei modernen Eryoniden nicht bekannt. Bei oberjurassischen Eryoniden wurden bisher lediglich bei *Palaeopentacheles roettenbacheri (*OPPEL) und bei *Coleia longipes* (O. FRAAS) chelate fünfte Pereiopoden beobachtet, wobei in beiden Fällen aufgrund des bisher vorliegenden Materials noch immer unklar ist, ob dieses Merkmal bei allen Individuen vorhanden ist oder möglicherweise nur in einem Geschlecht vorkommt (vgl. v. KNEBEL 1909 bzw. SCHWEIGERT & DIETL 1999). Geringfügige Abweichungen in der Umrißform des Carapax sind zwischen den beiden Geschlechtern einer Art nicht ungewöhnlich.

Die „*spinimanus*"-Exemplare wären demnach als weibliche Individuen einer einzigen Biospezies aufzufassen, deren korrekter wissenschaftlicher Name dann aus Prioritätsgründen *C. propinquus* (SCHLOTHEIM) ist. Ein weiterer interessanter Hinweis ergibt sich aus einem zu *C. propinquus* (SCHLOTHEIM) gestellten Exemplar aus dem Unter-Tithonium von Schernfeld, das eine „normale" und eine regenerierte, stark verkürzte Schere aufweist, wobei letztere *spinimanus*-artige Dornen am Index trägt (FÖRSTER 1969, Taf. 3, Fig. 1). Hier kam es offensichtlich zu einer Ausprägung weiblicher Geschlechtsmerkmale bei einem männlichen Individuum. Rezent kommt es zu derartigen Erscheinungen häufiger bei hormonellen Störungen im Gefolge eines Parasitenbefalls (vgl. KOLLER 1938: 19 ff).

Kein verläßliches Kriterium gegen die hier favorisierte Deutung als Geschlechtsdimorphismus stellt die unterschiedliche Häufigkeitsverteilung an verschiedenen Fundorten dar. Oftmals kommen selbst innerhalb rezenter Populationen erhebliche Abweichungen von einem 1:1-Verhältnis beider Geschlechter vor, deren Ursache im Fossilen in der Regel nicht mehr rekonstruierbar ist.

4. Systematik

Ordnung Decapoda LATREILLE, 1803
Familie Eryonidae DE HAAN, 1841

Gattung *Cycleryon* GLAESSNER, 1965

Typusart: *Macrourites propinquus* SCHLOTHEIM.

Cycleryon propinquus (SCHLOTHEIM) ♀ (= „*spinimanus*" GERMAR)

Taf. 1–2, Taf. 3, Fig. 1–4; Abb. 1b

1773 [Unbenannt]. – KNORR *in*: WALCH 1773, Taf. 14a, Fig. 1, Taf. 14, Fig. 1.
*1827 *Eryon spinimanus*. – GERMAR, S. 99.
v1854 *Eryon spinimanus* GERMAR. – MEYER, S. 44, Taf. 10, Fig. 1. – [Nusplingen]
v1855 *Eryon spinimanus*. – FRAAS, S. 93. – [Nusplingen]

v1857 *Eryon spinimanus.* – Quenstedt, S. 805, Taf. 99, Fig. 26–27. – [Nusplingen]
v1885 *Eryon spinimanus.* – Quenstedt, S. 408, Taf. 32, Fig. 4–5. – [Nusplingen]
v1908 *Eryon spinimanus* Germ. – Engel, S. 470. – [Nusplingen]
v1908 *Eryon arctiformis* Schl. sp. – Engel, S. 470. – [Nusplingen]
v1909 *Eryon spinimanus* Germar. – v. Knebel, S. 217, Taf. 15.
1929 *Coleia spinimanus* (Germar), 1827. – Glaessner, S. 128f. – [Mit ausführlicher Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
1994 *Cycleryon spinimanus* (Germar, 1827). – Frickhinger, Abb. 199.

Allotypus (= Holotypus von *Eryon spinimanus*): Orig. zu Walch 1773, Taf. 14, Fig. 1, derzeitiger Aufbewahrungsort unbekannt; das Stück befindet sich nicht unter den bekannt gewordenen Knorr-Originalen (vgl. Cleevely 1983).

Locus typicus: Südliche Frankenalb, „Solnhofen“.

Stratum typicum: Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone).

Vorkommen: Ober-Kimmeridgium von Nusplingen, Unter-Tithonium von Solnhofen, Eichstätt, Mörnsheim und Daiting.

Untersuchtes Material: 14 mehr oder weniger vollständige Exemplare sowie einige isolierte Scheren, letztere alle aus dem Nusplinger Plattenkalk (BSPM, GPIT, SMNS).

Diagnose. – Eryonide mit breit-gerundetem, randlich gesägtem Carapax, dessen lange Propoditen am Dactylus des ersten Pereiopoden drei nach innen gerichtete, stumpfe, dornförmige Fortsätze tragen.

Beschreibung. – Vgl. Oppel (1862). Der Carapax ist breit-gerundet und weist auf seinem Rand eine Reihe kurzer, spitzer Dornen auf. Zwei tiefe seitliche Einkerbungen am Carapax gehen auf die Cervical- und die Branchialfurche zurück, die jedoch auf der Oberfläche des Carapax nicht differenziert sind. Gegenüber den *„propinquus“*-Formen ist der Umriß des Carapax durch einen leichten Winkel hinter dem Einschnitt der Branchialfurche etwas eckiger.

Die ersten Pereiopoden besitzen einen langen Propoditen, dessen gebogene Scheren auf der Innenseite des Dactylus 3 stumpfe, sternförmig divergierende Dornen aufweisen. Am distalen Ende ist der Dactylus stempelartig verbreitert. Die zweiten bis vierten Pereiopoden sind chelat, wobei die Scheren denjenigen des ersten Pereiopoden ähneln, jedoch von vorne nach hinten immer kürzer und starrer werden. Das stets nach hinten gerichtete 5. Pereiopodenpaar ist ebenfalls chelat, wobei jedoch nur eine sehr kurze Zange ausgebildet ist (Abb. 1b). Dieses Merkmal stützt die Interpretation der *spinimanus*-Stücke als weibliche Individuen der Biospezies *C. propinquus* (s. o.).

Das Telson ist mützenförmig gestaltet, an der Spitze abgerundet und trägt zwei nach hinten leicht konvergierende, seitlich in deutlichem Abstand von der Symmetrieachse verlaufende Pustelreihen.

Die größten dieser Untersuchung zugrunde liegenden Exemplare erreichen eine Länge von etwa 16 cm.

Cycleryon propinquus (Schlotheim) ♂

Taf. 3, Fig. 5; Taf. 4–5; Abb. 1a, 2

v*1822 *Macrourites propinquus.* – Schlotheim, S. 35, Taf. 3, Fig. 2.
v 1839 *Eryon speciosus.* – Münster, S. 5, Taf. 2, Taf. 3, Fig. 2.
v 1839 *Eryon Meyeri.* – Münster, S. 6, Taf. 3, Fig. 1, Taf. 4.
v 1855 *Eryon propinquus.* – Fraas, S. 92f. – [Nusplingen]
v 1857 *Eryon speciosus.* – Quenstedt, S. 806, Taf. 99, Fig. 28, 31. – [Fig. 31 von Eichstätt, nicht Nusplingen!]

v 1862 *Eryon propinquus* Schloth. spec. – Oppel, S. 12, Taf. 1, Fig. 2–4, Taf. 2, Fig. 1. – [Dort weitere Synonymie]

v 1908 *Eryon propinquans* Schl. sp. – Engel, S. 470. – [Nusplingen]

1909 *Eryon propinquus* Schlotheim. – v. Knebel, S. 213, Taf. 13.

1928 *Eryon propinquus*. – Beurlen, S. 225.

1929 *Coleia propinqua* (Schlotheim), 1822. – Glaessner, S. 127f. – [Mit ausführlicher Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]

1930 *Cyclocaris propinqua* Schlotheim sp. – Beurlen & Glaessner, Abb. 12.

v 1934 *Eryon propinquus* Schloth. – Dacqué, Taf. 42, Fig. 2.

v 1969 *Cycleryon propinquus* (Schlotheim). – Glaessner, S. R470, Abb. 274/4a, b.

v 1968 *Eryon propinquus* (Schlotheim). – Leich, S. 90f.

v 1969 *Cycleryon propinquus* (Schlotheim). – Förster, S. 55f., Taf. 3, Fig. 1.

v 1978 *Cycleryon propinquus* (Schlotheim). – Barthel, S. 328, 330, Taf. 44–45.

1994 *Cycleryon propinquus* (Schlotheim). – Frickhinger, S. 116, Abb. 197–198.

1995 *Cycleryon propinquus* (Schloth.). – Dietl et al., Taf. 2, Fig. 2.

v non 1998 *Cycleryon propinquus*. – Dietl, Abb. 5, Mitte rechts. – [Nusplingen, = *C. orbiculatus*]

v 2000 *Cycleryon propinquus* (Schlotheim). – Röper et al., Abb. 163.

Lectotypus: Orig. zu Schlotheim 1822, Taf. 3, Fig. 2 (MNHB), designiert hierin; auf eine fotografische Abbildung wird aufgrund der schlechten Erhaltung verzichtet. Schlotheim besaß nachweislich mindestens 2 Exemplare dieser von ihm aufgestellten Art (vgl. Oppel 1862: 13), die somit gleichwertige Syntypen darstellen.

Locus typicus: Südliche Frankenalb, „Solnhofen".

Stratum typicum: Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone).

Vorkommen: Ober-Kimmeridgium von Nusplingen, Unter-Tithonium von Solnhofen, Langenaltheim, Eichstätt, Schernfeld, Mörnsheim und Daiting. Eine Angabe aus den Plattenkalken von Cerin/Dptm. Ain, Ostfrankreich (v. Straelen 1922: 1224) beruht auf sehr unvollständigen Funden, deren Zugehörigkeit zu *C. propinquus* wenig wahrscheinlich ist.

Untersuchtes Material: Lectotypus sowie etwa 30 mehr oder weniger vollständige Exemplare sowie mehrere isolierte Scheren (BMS, BSPM, GPIT, JME, MBH, MNHB, SMNS). Es wird hier darauf verzichtet, Belegstücke aus dem Solnhofener Plattenkalk erneut wiederzugeben, da diese in der oben zitierten Literatur schon hinreichend abgebildet sind.

Diagnose. – Eryonide mit breit-gerundetem, randlich gesägtem Carapax und langen Propoditen ohne Dornfortsätze.

Beschreibung. – Vgl. Oppel 1862. Der Carapax stimmt in der Gestalt der Einschnitte, der Oberflächenbepustelung sowie der randlichen Bedornung weitgehend mit demjenigen von *C. „spinimanus"* überein. Lediglich die Umrißform ist noch geringfügig stärker abgerundet (vgl. Abb. 2). Am ersten Pereiopodenpaar ist der Propodit lang und trägt im Gegensatz zur *„spinimanus"*-Form gänzlich unbedornte, gebogene Scheren, deren Dactylus sich aber ebenfalls vorne leicht stempelartig verbreitert.

Die zweiten bis vierten Pereiopoden tragen Scheren, die denen des ersten Paars ähneln, jedoch zunehmend kürzer werden. Die fünften Pereiopoden sind hingegen achelat (Abb. 1a). Die Uropoden-Exopoditen weisen keine Diäresis auf. Das Telson ist wie bei *C. „spinimanus"* mützenförmig gestaltet; seine Spitze ist abgerundet.

Ausgewachsene Individuen erreichen eine Länge von knapp 20 cm. Die geringe vorliegende Anzahl ausgewachsener Funde läßt keine Aussage darüber zu, ob die Maximallänge der weiblichen *„spinimanus"*-Form tatsächlich geringer ist als bei den männlichen Individuen; es hat eher den Anschein, als ob beide Geschlechter ungefähr gleiche Größe erreichen.

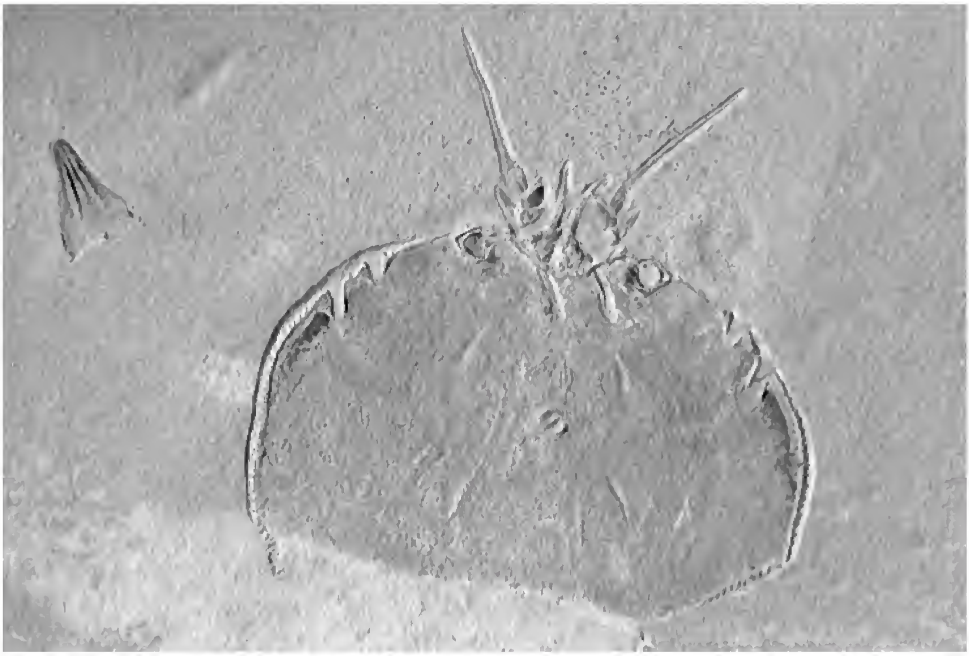


Abb. 2. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♂, Carapax und isoliertes Telson. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 0–10 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 63189 (Grabung 1996). – Breite des Carapax 10 cm.

5. Paläoökologie von *Cycleryon*

Der abgeflachte Carapax ohne ausgeprägte Furchen wie auch die Reduktion der Diäresis deuten auf eine epi- bzw. flach endobenthonische Lebensweise. Die Stielaugen waren im Gegensatz zu denjenigen von *Eryon arctiformis* (SCHLOTHEIM) nach oben gerichtet und ragten offensichtlich in flach eingegrabenem Zustand teleskopartig über die Sedimentoberfläche heraus. Diese Lebensweise ist nur in einem körnigen Substrat möglich. Der extrem feinkörnige Kalkschlamm in den Plattenkalk-Lagunen eignete sich sicher nicht zum Eingraben, da er die Kiemen verstopft hätte und außerdem viel zu zähplastisch war. Als Lebensraum für *Cycleryon* war die Plattenkalk-Fazies somit ungeeignet, was erklärt, daß ausschließlich Exuvien vorliegen, die aus benachbarten Faziesräumen eingedriftet sind. Im dortigen Lebensraum, wahrscheinlich körnigem, gut durchlüftetem Meeresboden zwischen Riffarealen, ist aufgrund von Bioturbation und häufiger Umlagerung nur ein äußerst geringes Fossilisationspotential anzunehmen (PLOTNICK et al. 1988). Direkt auf den Häutungsvorgang zurückzuführende Spuren finden sich von Vertretern der Gattung *Cycleryon* weder im Nusplinger Plattenkalk noch in anderen Plattenkalk-Vorkommen, so daß die Häutung außerhalb des späteren Einbettungsorts der Exuvien stattfand. Im Gegensatz dazu sind von *Eryon arctiformis* (SCHLOTHEIM) im Solnhofener Plattenkalk gelegentlich, ähnlich wie im Falle mancher Limuliden, auch die Spuren des Häutungsvorgangs überliefert.

Die gebogenen Scheren von *C. propinquus* besaßen sicherlich keine Schneide-, sondern lediglich eine Haltefunktion. Mit ihrer Hilfe war es möglich, eine potentielle Beute wie mit einer Pinzette zu ergreifen und zur Mundöffnung zu führen. Die Dornen am Dactylus der mutmaßlich weiblichen Individuen dürften lediglich eine geschlechtsspezifische Funktion gehabt haben, da der Index keine antagonistischen Dornen ausbildete, wie es bei Raubbeinen eigentlich zu erwarten wäre. Eine pathologische Erscheinung ist bei diesem Merkmal dagegen auszuschließen, da es in allen untersuchten Fällen konstant in völlig gleichbleibender Weise ausgebildet ist und stets beide Propoditen gleichermaßen betrifft.

6. Erhaltungsstadien von *Cycleryon* im Nusplinger Plattenkalk

Bei sämtlichen untersuchten Stücken von *Cycleryon* aus dem Nusplinger Plattenkalk handelt es sich um Exuvien oder Teile davon. Es kommen vorwiegend mittelgroße Exemplare vor, vereinzelt aber auch ausgewachsene und sogar juvenile; Larvenformen fehlen indessen. Dies gilt in ähnlicher Weise auch für andere Eryoniden. Lediglich von *Coleia longipes* (O. FRAAS) fanden sich extrem selten auch körperlich erhaltene Individuen (SCHWEIGERT & DIETL 1999). Bei manchen Exemplaren von *Cycleryon* sind die vorderen Pereiopoden nicht mehr in ihrer normalen Lage, sondern seitlich verdriftet oder nach hinten geschlagen (Taf. 4–5). Besonders der letzte Fall ist recht charakteristisch und dürfte darauf zurückzuführen zu sein, daß die Pereiopoden von driftenden Exuvien etwas herabhingen und deswegen als erstes auf dem Meeresboden aufsetzen. Gelegentlich riß dabei offensichtlich die Verbindung zwischen den Scheren und dem Carapax ab, so daß die isolierten Scheren paarweise, aber nach hinten gerichtet, auf der Sedimentoberfläche zu liegen kamen. Bei vielen Exuvien sind nur die stärker sklerotisierten Teile des Carapax, insbesondere die bedornten Ränder, fossil erhalten geblieben.

Relativ häufig fanden sich auch isolierte Teilstücke von Scheren, die keinen vollständigen Propodus mehr aufweisen. Im Nusplinger Plattenkalk kommt diese Erhaltung bei den *spinimanus*-Scheren besonders häufig vor (Taf. 3, Fig. 1–4). Da die Scheren von *Cycleryon* keine schneidende Funktion besaßen, dürfte diese Fragmentierung wohl von Freßfeinden herrühren. Isolierte hintere Extremitäten sind hingegen ausgesprochen selten und können artlich nicht sicher zugeordnet werden. Sie stammen wohl meistens von zerfallenen Exuvien.

Bei der Exuvie eines *Cycleryon* aus dem Egesheimer Steinbruch (Taf. 4, Fig. 1) ist eine auffällige Heterochelie vorhanden, wobei eine Schere einen normalen *propinquus*-Propodit aufweist, während die andere bei ansonsten gleichartigen Scherenfingern einen wesentlich kürzeren Propodit trägt, der für sich alleine genommen der Art *Cycleryon orbiculatus* (MÜNSTER) entspricht. Diese Heterochelie dürfte wohl auf eine Regeneration zurückzuführen sein, wie sie bei Eryoniden bereits mehrfach beobachtet wurde (PRZIBRAM 1905; FÖRSTER 1969).

Eine Überprüfung der Syntypen von *Cycleryon orbiculatus* (MÜNSTER) ergab, daß sich diese Art von *C. propinquus* nicht nur in ihrer Scherenlänge unterscheidet, sondern auch einen stark abweichenden Carapax-Umriß mit wesentlich geringer eingetieften seitlichen Kerben und anderer Randbedornung besitzt. Eine Unterscheidung isolierter Scheren der Art *C. orbiculatus* (Taf. 3, Fig. 6) von regenerierten Scheren der Art *C. propinquus* erscheint jedoch kaum möglich.

Möglicherweise kamen Verluste von Beingliedern mit anschließender Regeneration viel häufiger vor als bislang bemerkt. Die häufigen isolierten Eryoniden-Scheren im Nusplinger Plattenkalk (Taf. 3) sprechen jedenfalls hierfür.

7. Literatur

BALSS, H. (1924): Studien an fossilen Decapoden II. – Paläont. Z., **6**: 174–184, 9 Abb.; Berlin.

BARTHEL, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 S., 16+64 Taf., 50 Abb.; Thun (Ott).

BEURLEN, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. – Palaeontographica, **70**: 115–278, 3 Taf., 31 Abb.; Stuttgart.

BEURLEN, K. & GLAESSNER, M. F. (1931): Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. – Zool. Jb., **60**: 49–84, 22 Abb.; Jena.

CHARNIAUX-COTTON, H. (1960): Sex determination. – *In*: WATERMAN, T. H. (Hrsg.): The Physiology of Crustacea, 1. Metabolism and growth. S. 411–448; New York (Academic Press).

CLEEVLEY, R. J. (1983): World Palaeontological Collections. 365 S.; London (British Museum, Natural History).

DACQUÉ, E. (1934): Wirbellose des Jura. - *In*: GÜRICH, G. (Hrsg.): Leitfossilien. **7/2**, 273–582, 24 Taf., 3 Abb.; Berlin (Borntraeger).

DIETL, G. (1998): 140 Millionen Jahre ans Tageslicht gebracht – Fossilfunde aus dem Nusplinger Plattenkalk von Egesheim. – *In*: Gemeinde Egesheim (Hrsg.): Egesheimer Heimatbuch, S. 11–21, 7 Abb.; Horb (Geiger).

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ver. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 5 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 3. Aufl. XXX+645 S., 6 Taf., 261 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

FÖRSTER, R. (1967): Zur Kenntnis natanter Jura-Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 157–174, 1 Taf., 5 Abb.; München.

– (1969): Epökie, Entökie, Parasitismus und Regeneration bei fossilen Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9**: 45–59, 2 Taf.; München

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

GARASSINO, A. & FORNACIARI, A. (2000): *Cancer sismondai* MEYER, 1843 (Crustacea, Brachyura) in the Pleistocene deposits of Enza river (Parma, Italy). – *In*: 1st Workshop on Mesozoic and Tertiary Decapod Crustaceans, Extended abstracts. – Studi e Ricerche, 29–30, 1 Abb.; Montecchio Maggiore/Vicenza.

GERMAR, E. F. (1827): Ueber die Versteinerungen von Solenhofen. – *In*: KEFERSTEIN, C. (Hrsg.): Teutschland geognostisch-geologisch dargestellt und mit Charten und Zeichnungen erläutert, **4**: 89–110, 1 Taf.; Weimar.

GLAESSNER, M. F. (1929): Fossilium Catalogus, I. Animalia, 41, Crustacea decapoda. 464 S.; Berlin (Junk).

– (1969): Decapoda. – *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda **4/2**: 399–651, 181 Abb.; Boulder/Colorado (University of Kansas and Geol. Soc. of America).

KNEBEL, W. v. (1907): Die Eryoniden des oberen Weissen Jura. – Arch. Biontologie, **2/2**: 193–233, 5 Taf., 2 Abb.; Berlin.

KOLLER, G. (1938): Hormone bei Wirbellosen Tieren. – *In*: RIES, E. & WETZEL, K. (Hrsg.):

Probleme der Biologie, 1, VIII+143 S., 27Abb.; Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft).

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MEYER, H. v. (1854): Jurasische und Triasische Crustaceen. – Palaeontographica, **4**: 44–55, 2 Taf.; Cassel.

MÜNSTER, G. v. (1839): Decapoda Macroura. Abbildung und Beschreibung der fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. – Beitr. Petrefactenkde., **2**: 1–88, 30 Taf.; Bayreuth.

OPPEL, A. (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

PLOTNICK, R. E., BAUMILLER, T. & WETMORE, K. L. (1988): Fossilization potential of the mud crab *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **63**: 27–44, 4 Abb., 7 Tab.; Amsterdam.

PRZIBRAM, H. (1905): Die „Heterochelie“ bei decapoden Crustaceen. – Archiv f. Entwicklungsmechanik, **19**: 181–247, 6 Taf.; Leipzig.

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1883–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl. 608 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). Echinodermen-Biotope im südfränkischen Jura. 110 S., 154 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

–, – & – (2000): Die Plattenkalke von Schernfeld (Landkreis Eichstätt). 128 S., 8 Taf., 182 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

SCHLOTHEIM, E. F. v. (1822): Nachträge zur Petrefactenkunde, **2**: 1–88, 19 Taf.; Gotha.

SCHRAM, F. R.(1986): Crustacea. XIV+606 S., 44 Abb., 44 Tab.; New York & Oxford (Oxford University Press).

SCHWEIGERT, G. (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (2000): News about Jurassic eryonid decapods (Coleiidae, Eryonidae) from Southern Germany. – *In*: 1st Workshop on Mesozoic and Tertiary Decapod Crustaceans, Extended abstracts. – Studi e Ricerche, 63–65, 2 Abb.; Montecchio Maggiore/Vicenza.

SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (1999): Neubeschreibung von *„Eryon longipes* O. FRAAS“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **274**: 1–19, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G. & RÖPER, M. (2000): Die Panzerkrebse der Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. – Stuttgarter Beitr. Naturkde, B, **285**: 1–25, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIZER, V. (1994), unter Mitarbeit von FRANZ, M., MÜLLER, S. & MÜNZING, K.: Geol. Kt. Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen Bl. 7819 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg i. Br. & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

SCHWEITZER HOPKINS, C. & FELDMANN, R. M. (1997): Sexual dimorphism in fossil and extant species of *Callianopsis* DE SAINT LAURENT. – J. Crustacean Biol., **17**: 236–252; Seminole/Florida.

VAN STRAELEN, V. (1922): Les Crustacés décapodes du Portlandien de Cerin-Marchampt (Ain). – Comptes Rend. Acad. Sci. Paris, **175**: 1224–1226; Paris.

WALCH, J. E. I. (1773): Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der Knorrischen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur, 1, 3+187 S., 38 Taf.; Nürnberg (Felßecker).

WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – Jenaische Denkschriften, **11**:133–214, 1 Taf., 21 Abb.; Jena.

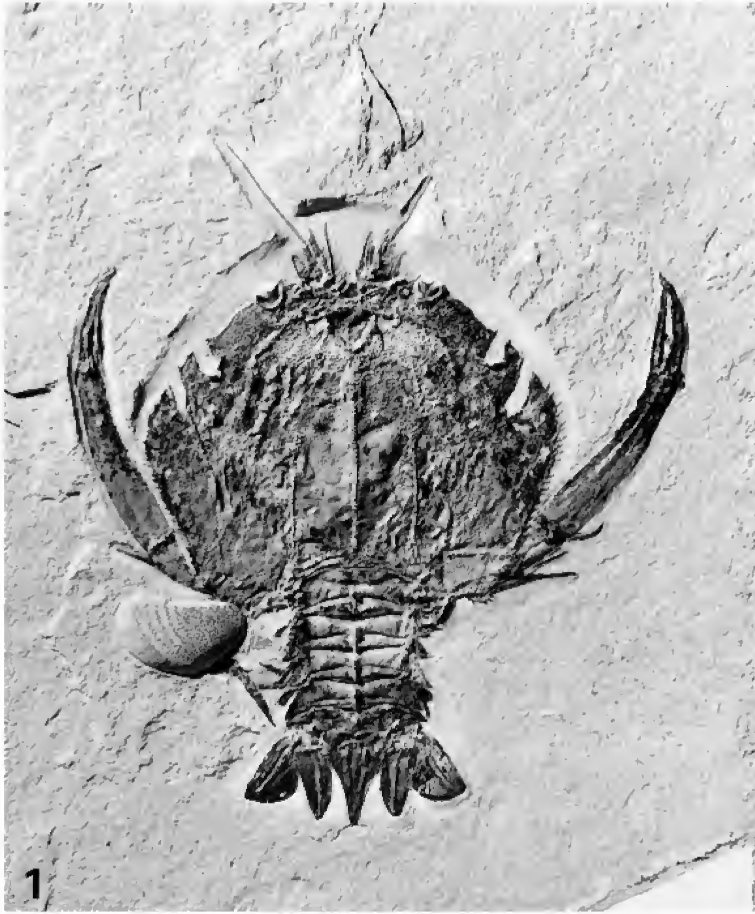
Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert@gmx.de

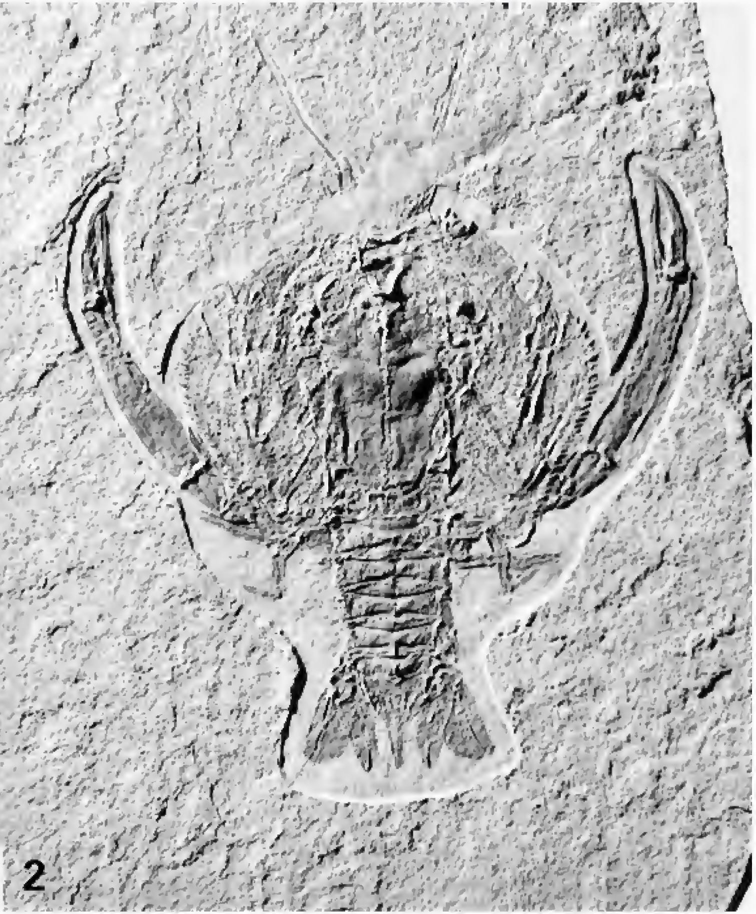
Tafel 1

Fig. 1. *Cycleryon propinquus* (Schlotheim) ♀ (= *spinimanus* Germar). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64368 (Grabung 2000). – x1.

Fig. 2. *Cycleryon propinquus* (Schlotheim) ♀ (= *spinimanus* Germar). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht L, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64375 (Grabung 2000). – x1.



1

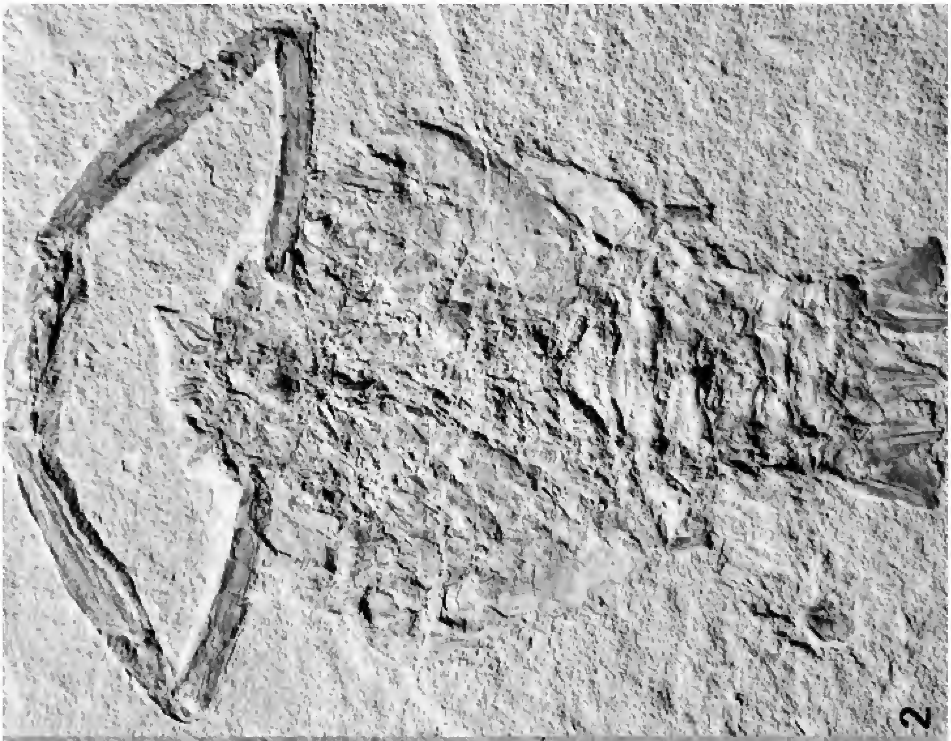


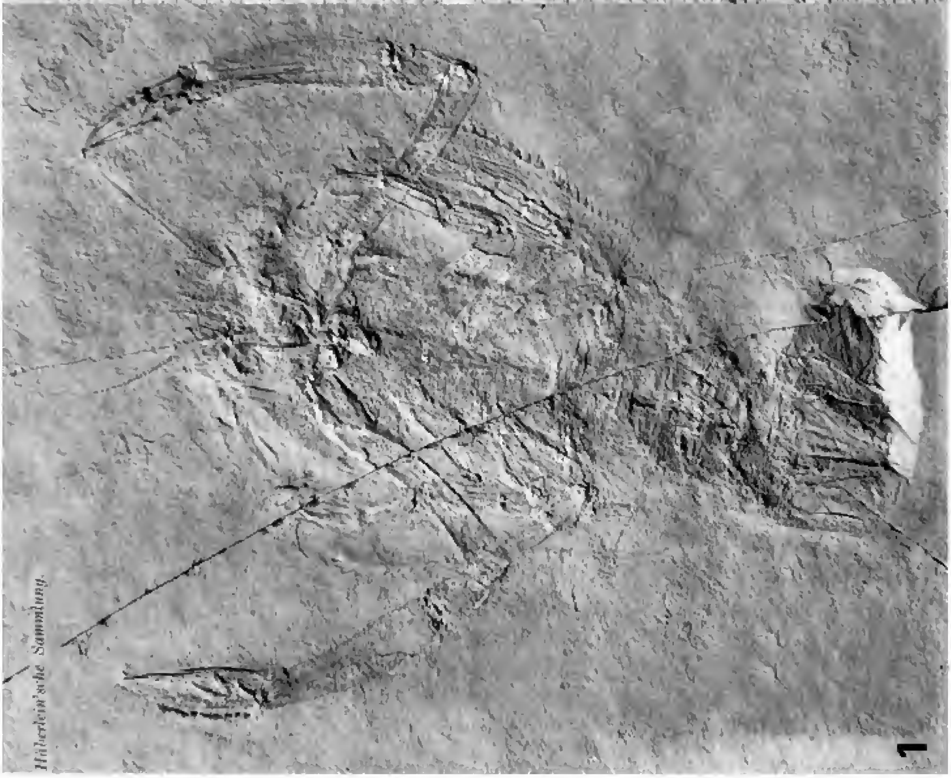
2

Tafel 2

Fig. 1. *Cycleryon propinquus* (Schlotheim) ♀ (= *spinimanus* Germar), Orig. zu Oppel 1862, Taf. 2, Fig. 2. Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone. Solnhofen. BSPM Inv.-Nr. AS VI 40. – x2/3.

Fig. 2. *Cycleryon propinquus* (Schlotheim) ♀ (= *spinimanus* Germar). Plattenkalk der Mörnsheim-Formation, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Moernsheimensis-Subzone. Daiting. BSPM Inv.-Nr. 1977 XIX 28. – x2/3.


2


1

Häberlein'sche Sammlung.

Tafel 3

Fig. 1–4. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♀ (= *spinimanus* GERMAR). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Fig. 1. Isolierte Scherenfinger. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–60 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64483 (Grabung 2000). – x2.

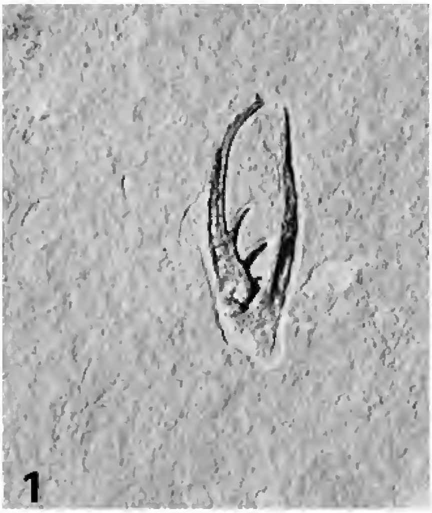
Fig. 2. Isolierte Scherenfinger. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 35–45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64482 (Grabung 1999). – x2.

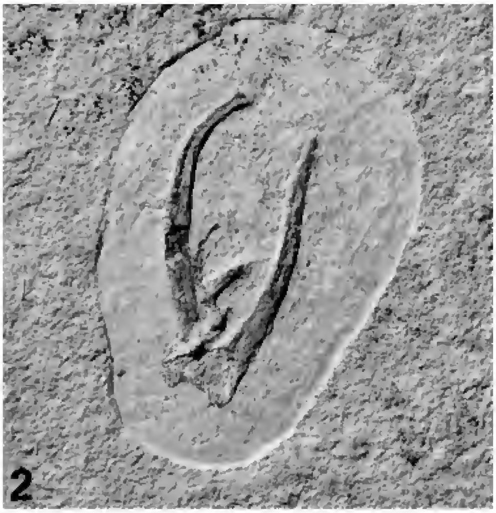
Fig. 3. Isolierter Scherenfinger. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 30–40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64484 (Grabung 2000). – x2.

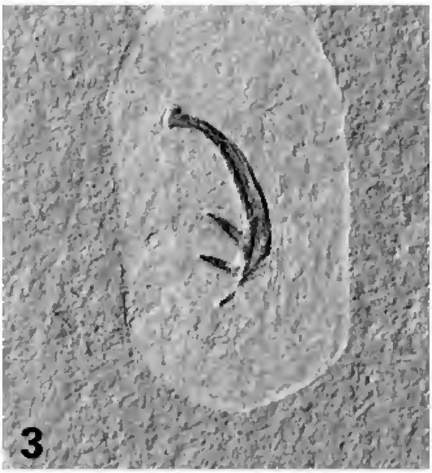
Fig. 4. Isolierte Scherenfinger. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64485 (Grabung 2000). – x2.

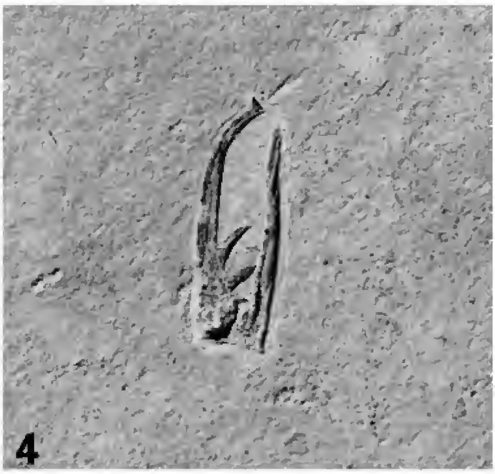
Fig. 5. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♂, isolierte Scherenhand des vorderen Pereiopoden. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 64258/1 (Grabung 1999). – x1.

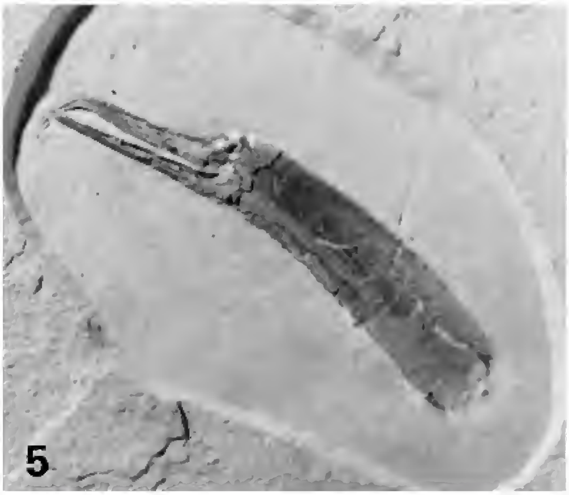
Fig. 6. Isolierter vorderer Pereiopode von *Cycleryon* sp., vermutlich zu *C. orbiculatus* (MÜNSTER) gehörig; Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 64486 (Grabung 2000). – x1.

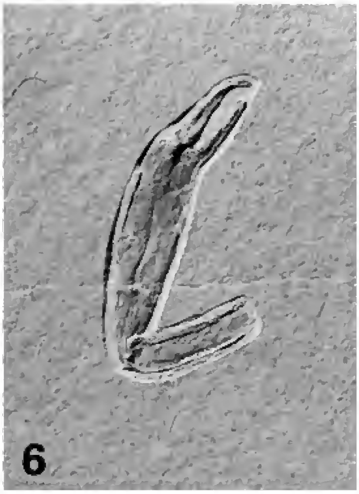

1


2


3


4

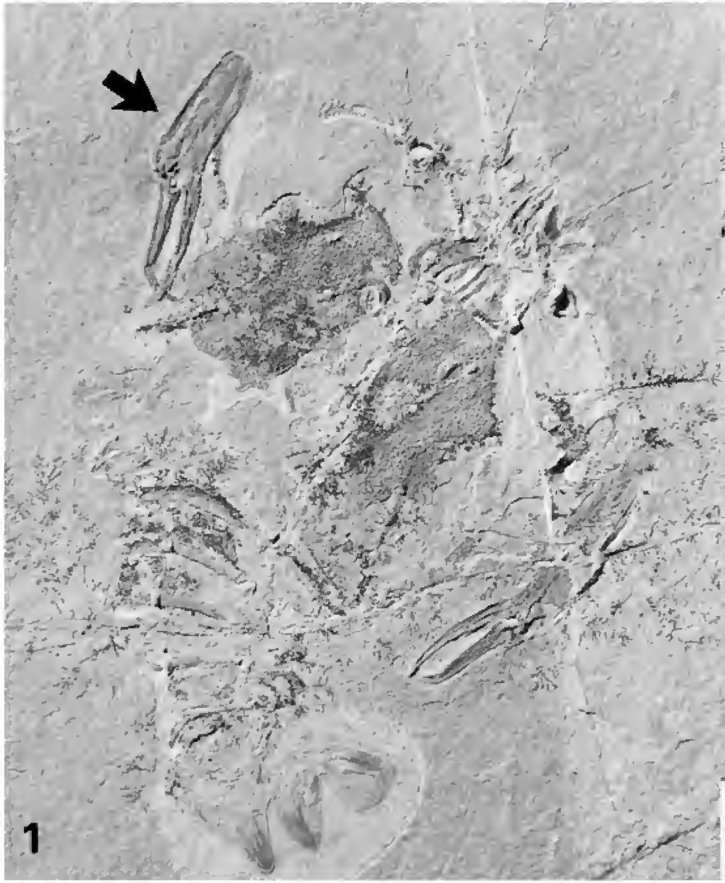

5

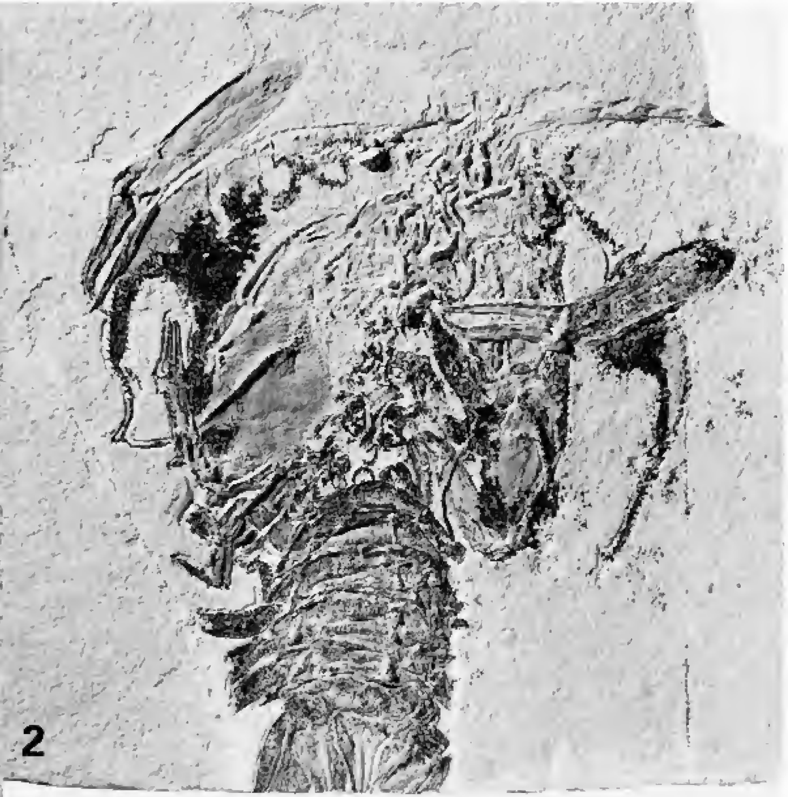

6

Tafel 4

Fig. 1. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♂, Exuvie mit normaler rechter und regenerierter, verkürzter linker Schere (Pfeil); Ansicht von dorsal (Schichtunterseite). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 35–45 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 63690 (Grabung 1998). – x1.

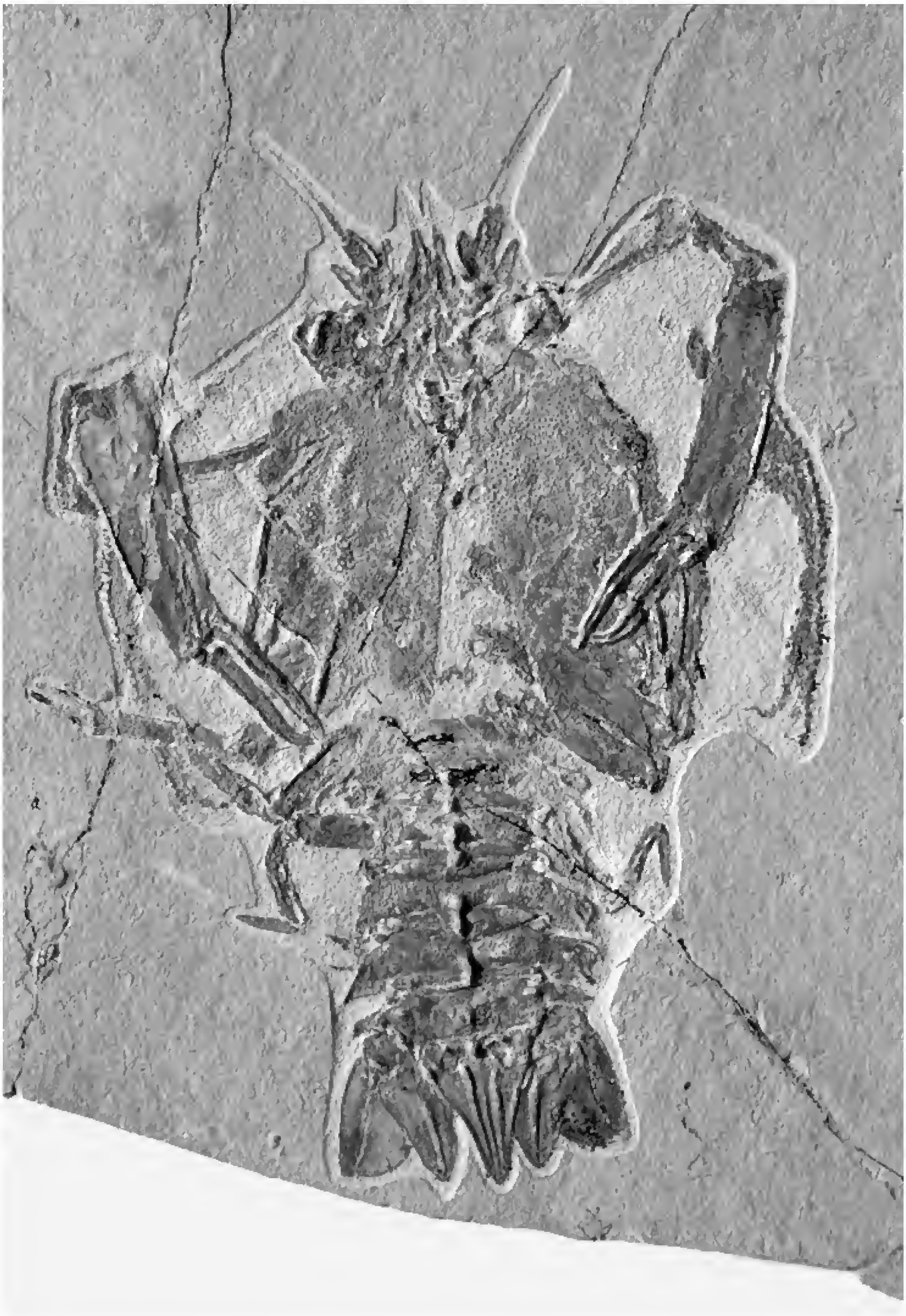
Fig. 2. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM) ♂, Exuvie mit erhaltenen Pleopoden; Ansicht von dorsal (Schichtunterseite). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht L, 5–10 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 64378 (Grabung 2000). – x2/3.


1


2

Tafel 5

Cycleryon propinquus (SCHLOTHEIM) ♂, Exuvie, Ansicht von dorsal (Schichtunterseite). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 75–80 cm v. o., SMNS Inv.-Nr. 63723/1 (Grabung 1996). – Länge 12 cm.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 306	58 pp., 56 figs.	Stuttgart, 31. 8. 2001

New parasitic wasps from Baltic amber (Insecta: Hymenoptera: Dryinidae)

By Massimo Olmi, Viterbo and Günter Bechly, Stuttgart

With 56 Figures

Summary

Four new species of the parasitic wasp family Dryinidae, *Dryinus reifi* n. sp., *Dryinus muenchi* n. sp., *Dryinus wunderlichi* n. sp., and *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., are described from Baltic amber. These new species belong to the widespread and diverse subfamily Dryininae. A neotype is designated for *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933b) comb. nov. which was originally described in the extant genus *Thaumatodryinus* and is here transferred to the fossil genus *Harpactosphecion* within Dryininae, just like *Harpactosphecion*? *deletum* (Brues, 1933b) comb. nov. The spelling of the names of the species here attributed to the genus *Harpactosphecion* is changed to *gracile*, *deletum*, *filicorne*, and *sucinum* in accordance with Art. 30 IRZN. New specimens of *Dryinus bruesi* (Olmi, 1984), *Dryinus janzeni* Olmi, 1999b, *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), and *Palaeoanteon janzeni* Olmi, 1999b are figured, and a new subfamily Palaeoantoninae n. subf. is established because of the new evidence. The fossil subfamily Laberitinae Olmi, 1989 is regarded as unavailable taxon since the type genus *Laberites* Ponomarenko, 1988 is not available either. Updated keys to the subfamilies of Dryinidae, the genera of Dryininae, and all dryinid species from Baltic amber are provided, as well as an annotated catalogue of all fossil Dryinidae.

Zusammenfassung

Vier neue Arten der parasitischen Wespenfamilie Dryinidae, *Dryinus reifi* n. sp., *Dryinus muenchi* n. sp., *Dryinus wunderlichi* n. sp. und *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., werden aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Diese neuen Arten gehören zu der weitverbreiteten und diversen Unterfamilie Dryininae. Ein Neotypus wird für *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933b) comb. nov. festgelegt, die ursprünglich in der rezenten Gattung *Thaumatodryinus* beschrieben wurde und hier zu der fossilen Gattung *Harpactosphecion* innerhalb der Dryininae gestellt wird, genauso wie *Harpactosphecion*? *deletum* (Brues, 1933b) comb. nov. Entsprechend Art. 30 IRZN wird die Schreibweise der Namen der hier zur Gattung *Harpactosphecion* gestellten Arten in *gracile*, *deletum*, *filicorne* und *sucinum* geändert. Neue Exemplare von *Dryinus bruesi* (Olmi, 1984), *Dryinus janzeni* Olmi, 1999b, *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923) und *Palaeoanteon janzeni* Olmi, 1999b werden abgebildet, und eine neue Unterfamilie Palaeoantoninae n. subf. wird aufgrund der neuen Erkenntnisse errichtet. Die fossile Unterfamilie Laberitinae Olmi, 1989 wird als nicht verfügbares Taxon erkannt, da die Typusgattung *Laberites* Ponomarenko, 1988 ihrerseits nicht verfügbar ist. Aktualisierte Bestimmungsschlüssel zu den Unterfamilien der Dryinidae, den Gattungen der Dryininae und allen Dryinidenarten im Baltischen Bernstein werden vorgestellt; desgleichen ein kommentierter Katalog aller fossilen Dryinidae.

1. Introduction

Dryinidae is a highly specialized family of chrysidoid Hymenoptera (the sistergroup is Embolemidae), with world-wide distribution, including about 36 genera and 1401 species in 10–11 subfamilies (Olmi, 1999a). The larvae of these small wasps are parasitoids of immature and adult planthoppers (Auchenorrhyncha; mainly Cicadellidae, Delphacidae, Flatidae, Membracidae, and Issidae). These hosts are grasped by the female wasp with its highly modified fore tarsi that each bear a curious chela formed by a lateral outgrowth of the fifth tarsomere and one enlarged claw (such a chela is plesiomorphically absent only in the most basal subfamily Aphelopinae).

All known fossil representatives of Dryinidae are preserved in amber (Keilbach, 1982; Spahr, 1987; Darling & Sharkey, 1990; Carpenter, 1992; Olmi, 1984, 1994, 1999b), with the possible exceptions of *Baissobius* sp. from the Lower Cretaceous of Transbaikalia and Mongolia (Rasnitsyn 1975, 1980; Pomomarenko 1981a,b) and a fossil wasp from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil that was preliminarily classified as Sphecidae – Ampulicinae by Darling & Sharkey (1990) who briefly discussed the alternative possibility of its dryinid affinities. Recently, *Baissobius* was regarded as an Embolemidae by Rasnitsyn (1996).

Indisputable Mesozoic Dryinidae are known from one species from Lower Cretaceous Lebanese amber (Olmi, 1999b), one species from Upper Cretaceous amber of Medicine Hat/Canada (Ponomarenko, 1981a, 1981b), and two species from Upper Cretaceous amber of Taymyr/Siberia (Ponomarenko, 1975c, 1981a, 1981b; Zherikhin, 1978: 83).

Tertiary Dryinidae are known from an undescribed species from French amber (Zherikhin 1978: 72), one species from Mexican amber (Hurd, Smith & Durham 1962: 110; Olmi, 1995: 260–262), eleven species from Dominican amber (Currado & Olmi, 1983; Poinar 1992, 1999; Olmi, 1987, 1989, 1995, 1998a, 1998b), and thirteen species from Baltic amber (Brues 1933a: 397; Brues 1933b: 146, 169; Ander 1942: 27; Haupt 1944: 90–94; Bachofen-Echt 1949: 132; Ponomarenko 1975a: 126, 1975b: 124, 1988a: 108, 1988b: 106; Larsson 1978: 136, 187; Olmi 1984, 1994, 1999b; Rohdendorf 1991: 520; Poinar 1992: 201; Weitschat & Wichard 1998: 178, 186). Finally, there was a subfossil specimen reported from copal (Handlirsch 1925: 252). Poinar (1992: fig. 140; 1999: fig. 140) and Olmi (1995: fig. V; 1999b: fig. 17) featured three pieces of Dominican amber and one piece of Baltic amber that each contain a small planthopper (Auchenorryncha: Fulgoroidea, Flatidae, and Cicadellidae) that is parasitized by a dryinid larva.

In this work we describe four new species of the dryinid subfamily Dryininae from adult female specimens in Baltic amber. The subfamily Dryininae was previously recorded from Baltic, Dominican, Canadian, and Siberian amber with 24 fossil species and 2 exclusively fossil genera (*Cretodryinus* and *Harpactosphecion*), and today is widespread with 5 extant genera with 265 extant species. Their larvae are parasitoids of a variety of fulgoromorph cicadas, which are also known from Baltic amber.

We also figure and briefly describe several new female specimens of already known species, and provide updated determination keys as well as a taxonomical catalogue of all described fossil Dryinidae in amber (see Appendix).

Methods

All drawings were made with camera lucida on a Wild M5 binocular microscope, and the photos have been made with a Canon 35 mm SLR camera on a Wild M5 binocular microscope with photo tube. The anatomical terminology is based on OLMI (1984–1999).

2. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Hymenoptera LINNAEUS, 1758
Superfamily Chrysidoidea LATREILLE, 1802
Family Dryinidae HALIDAY, 1833
Subfamily Dryininae? HALIDAY, 1833

Genus *Dryinus* LATREILLE, 1804

Dryinus muenchi n. sp.

Figs 1–2

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2372 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany.

Type locality: Baltic.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).

Derivation of name: Named after Mr RAINER MÜNCH (biologist and pedagogue) who acquired specimen no. SMNS 2369 of *Harpactosphecion filicorne* (described below) for the Dept. "Museumspädagogik" at SMNS and donated this interesting fossil to the amber collection of the palaeontological department of this museum.

Male: unknown.

Hosts: unknown.

Diagnosis (female). – This species is distinguished by the following combination of characters in the female sex: Complete notauli; pronotum not humped, without a disc, with a transverse impression; antennae more than three times as long as head; antennal segment 3 less than twice as long as segment 4; antennal segment 1 slightly longer than segment 2; segment 5 of fore tarsus slightly longer than segment 1.

Description. – Fully winged; length 5 mm; colour apparently black, with legs, palps, antennae and gaster brown-testaceous; antennae 10-segmented, long and slender, apparently covered with dense short hairs, slightly thickened distally; antennal rhinaria visible only in 9th and 10th segment, because the previous segments are not distinctly visible; in 10th segment two rhinaria are visible, whereas one rhinarium is present in 9th segment; antennal segments in the following proportions: 8:6:23:16:14:9:10:8:8:11; antennae shorter than body, more than three times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): approximately 116:36 = 3.22; head ventrally and dorsally visible, but the ventral side is completely covered with mould; frons apparently granulated, whereas the sculpture of the other region of head is not visible; clypeus visible,

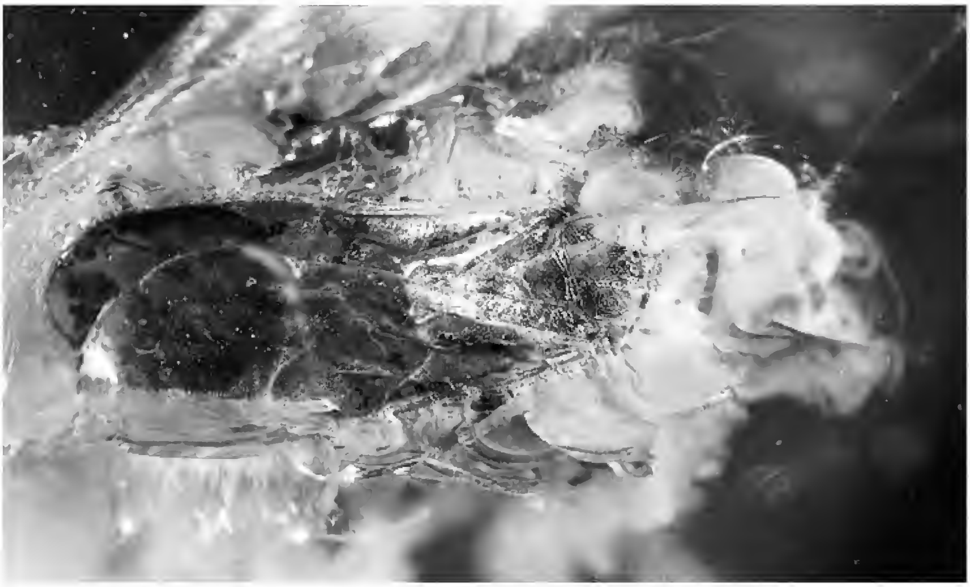


Fig. 1. *Dryinus muenchi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2372, dorsal view. Without scale.

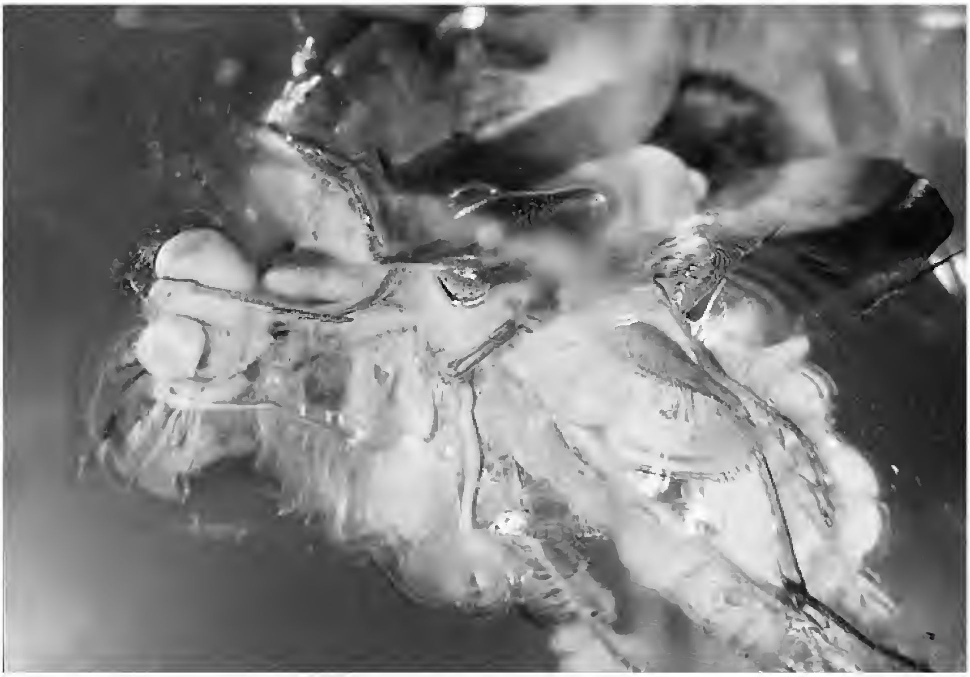


Fig. 2. *Dryinus muenchi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2372, ventral view. Without scale.

but it is not possible to see if the anterior margin of the clypeus is rounded or emarginated, because this region is covered with mould; mandibles not visible because covered with mould; occipital carina probably complete, but visible only on dorsal side of head, laterally do not reaching the eyes; occiput excavated; eyes normally bulging; ocellar triangle distinctly visible; POL = 4; OL = 3; OOL = 10; TL = 3; posterior ocelli touching the occipital carina; frontal line complete; pronotum crossed by an anterior strong transverse impression between anterior collar and disc; disc slightly humped; posterior collar very short; pronotum apparently shiny, hairy, strongly punctate, shorter than head (20:35); pronotal tubercles apparently reaching the tegulae; scutum apparently dull, hairy, granulated and strongly punctate, as long as pronotum (20:20); notauli complete, posteriorly separated; minimum distance between the notauli slightly shorter than antennal segment 2 (7:9); scutellum shorter than scutum (12:20), apparently strongly punctured; metanotum and propodeum not visible, because they are hidden under the wings; shape of pronotum, scutum and scutellum usual for Dryininae; forewing apparently completely darkened, with the usual venation of Dryininae; pterostigma narrow, much longer than broad (30:7); marginal cell open; distal part of stigmal vein longer than proximal part (25:17); stigmal vein slightly S-shaped, apparently forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedian cells); hindwing apparently hyaline, not darkened; hindwing shape usual for Dryininae; front leg segments in the following proportions: 24 (coxa): 19 (trochanter): 40 (femur): 30 (tibia): 23 (tarsal segment 1): 3 (tarsal segment 2): 5 (tarsal segment 3): tarsal segment 4 not visible: 26 (tarsal segment 5); enlarged claw slightly shorter than tarsal segment 5 (24:26); fore trochanters slender and long, very curved, with a long proximal stalk; the distal broadened region usually present in Dryininae is not visible; segments 2 and 3 of fore tarsus produced into hooks; rudimentary claw present; arolium much shorter than enlarged claw (5:24); inner side of the enlarged claw not visible, so that it is not possible to see if there are teeth, lamellae or bristles; distal apex of enlarged claw not spatulate; inner side of segment 5 of fore tarsus not visible, so that it is not possible to see the lamellae; distal apex of segment 5 with a group of numerous lamellae (at least 10); mid leg segments in the following proportions: 12 (coxa): 9 (trochanter): 33 (femur): 26(tibia): 23 (tarsal segment 1): 10 (tarsal segment 2): 7 (tarsal segment 3): 4 (tarsal segment 4): 5 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions: coxa not visible: 9 (trochanter): 45 (femur): 50 (tibia): 24 (tarsal segment 1): 12 (tarsal segment 2): 9 (tarsal segment 3): 5 (tarsal segment 4): 7 (tarsal segment 5); petiole not visible; maxillary palps apparently with 6 segments; labial palps not visible; length and breadth of wings usual for Dryininae; shape and morphology of the body usual for Dryininae; tibial spur formula 1, 1, 2.

Systematic position. – The distal apex of the enlarged claw is not distinctly visible, so that it is impossible to include this species in one of the two species groups, *collaris* and *gryps*. Nevertheless, this species is different from the other known species of *Dryinus* from Baltic amber.

In the *gryps* group there are 3 fossil species: *janzeni* Olmi, *bruesi* (Olmi) and *balticus* (Olmi). This specimen cannot be *D. janzeni* because that species has incomplete notauli, whereas in this specimen the notauli are complete. For the shape of the pronotum this specimen resembles *D. bruesi* (the pronotum is humped, with a distinct disc and two transverse impressions; the anterior and posterior collar are distinct; the posterior collar is very short (Fig. 664 B in OLMI, 1984)). In *D. balticus* the pronotum is different: It is not humped, without disc, only with a transverse impression between the anterior and posterior collar (Fig. 665 A in OLMI, 1984). However, this specimen is not a *D. bruesi*, because the antennae are longer (in *D. bruesi* the antennae are less than three times as long as head: 122:50; in this specimen the antennae are more than three times as long as head: 116:36). In conclusion, in the *gryps* group this specimen should be a new species.

In the *collaris* group 3 fossil species are known: *D. vetus* (BRUES), *D. mortuorum* (BRUES) and *D. reifi* n. sp. However, *D. vetus* is different, because in that species the antennal segment 3 is approximately twice as long as segment 4, whereas in this specimen the antennal segment 3 is less than twice as long as segment 4 (1.43). For this character, this specimen resembles *D. mortuorum* and *D. reifi*. In this specimen it is impossible to observe the character used to separate *D. mortuorum* and *D. reifi* (subapical tooth of the enlarged claw more distant from the distal apex in *D. mortuorum*; subapical tooth of the enlarged claw nearer the distal apex in *D. reifi*), because the distal apex of the enlarged claw is not visible. For this reason it is necessary to look at other characters. The antennal segment 1 is approximately twice as long as segment 2 in *D. reifi* (15:7), whereas in *D. mortuorum* it is slightly longer (9:6), as in this specimen (8:6). In addition, the fifth segment of fore tarsi is almost twice as long as segment 1 in *D. reifi* (43:23), whereas in *D. mortuorum* it is slightly shorter (26:28) and in this specimen is slightly longer (26:23). This specimen should be very different from *D. reifi* and similar to *D. mortuorum*. There are no significant differences in the antennal length of *D. mortuorum* and this specimen: The antennae / head ratio is 120:40 = 3 in *D. mortuorum* and 116:36 = 3.22 in this specimen, thus very similar. Apparently the best difference is in the fore tarsi, in spite of the impossibility to see distinctly all segments; however the first and fifth segment are distinct.

Dryinus reifi n. sp.

Figs 3–7

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2370 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany. The specimen was purchased 1998 by Prof. Dr H.-U. PFRETZSCHNER (Tübingen) from a Polish trader at a flea market in Kaiserslautern, and then kindly donated to SMNS.

Type locality: Baltic (Gdansk, Poland?). It is unknown, whether this piece of amber was originally found in Poland (Bay of Gdansk) or in Russia (Palmnicken). However, the colour, the presence of so-called “white cloudy matter” around the inclusion, and the presence of stellate hairs from oak trees, clearly indicates that this piece is genuine Baltic amber.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).

Derivation of name: Named in honour of the palaeontologist Prof. Dr WOLF-ERNST REIF (Tübingen), the thesis-supervisor of the second author.

Male: unknown.

Hosts: unknown.

Diagnosis (female). – This species is distinguished by the following combination of characters in the female sex: Antennal segment 3 less than twice as long as segment 4 and with the only subapical tooth of the enlarged claw situated very near the distal apex.

Description. – Fully winged; length 7.50 mm; colour apparently brown; antennae 10-segmented, long and slender, apparently covered with very short and dense hairs, slightly thickened distally; antennal rhinaria apparently present on segments

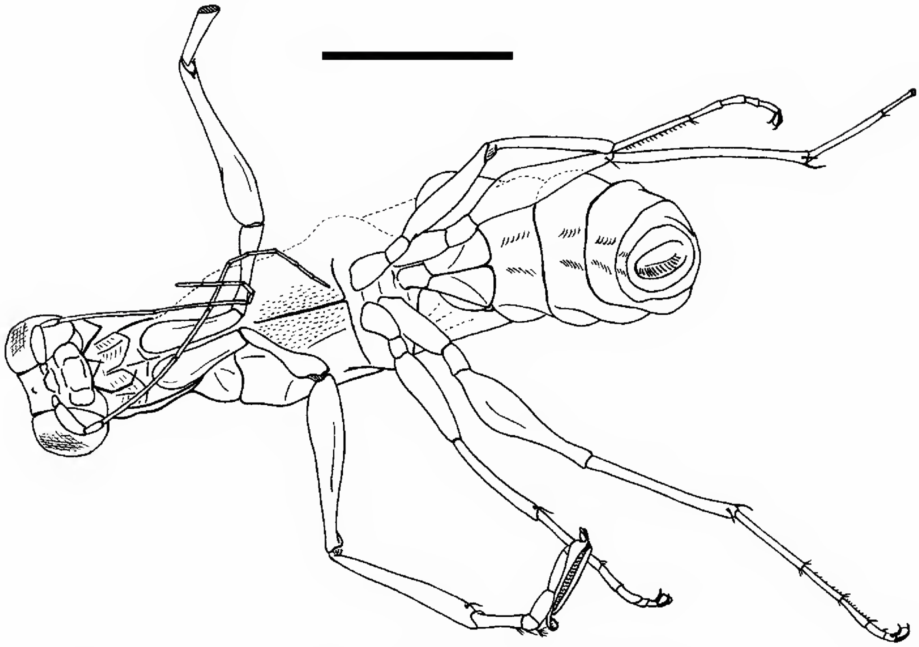


Fig. 3. *Dryinus reifi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2370. Scale 2 mm.

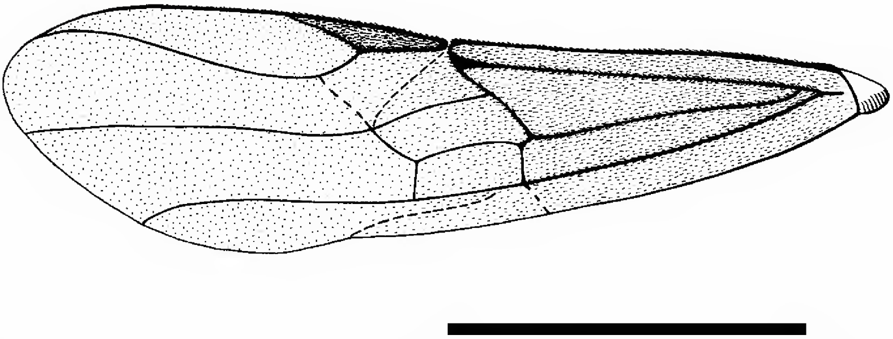


Fig. 4. *Dryinus reifi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2370, left forewing. Scale 2 mm.

6–10 (2 rhinaria on segment 10; 1 rhinarium on each of the segments 6–9); however, the antennal segment 5 is not completely distinct; antennal segments in the following proportions: 15:7:46:29:15:8:7:9:9:11; antennae much shorter than body, almost four times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): 156:41; head slightly convex; the sculpture of the head is not visible, because the head is covered with the so-called "white cloudy matter" (in German "Phlom"), which is probably mould; because of the presence of this mould the shape of the clypeus and mandibles is not visible and it is not possible to see the occipital carina and the occiput; eyes normally bulging; ocelli not visible among the mould, so that it is not possible to measure POL, OL, OOL,

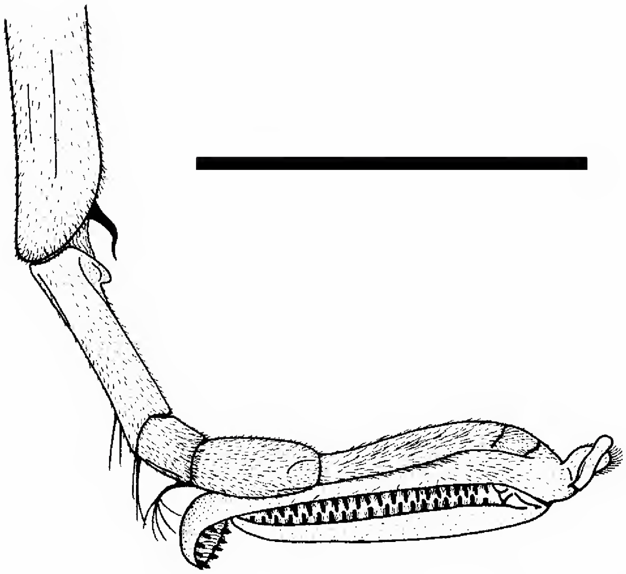


Fig. 5. *Dryinus reifi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2370, right fore tarsal chela. Scale 1 mm.

OPL and TL; frontal line not visible among the mould; pronotum completely covered with the mould; however, it is possible to see that it is crossed by an anterior strong transverse impression between anterior collar and disc; disc slightly humped; posterior collar very short; the sculpture of the pronotum is not visible because of the mould; pronotum apparently slightly longer than head (44:41); pronotal tubercles not reaching the tegulae; the sculpture of the scutum is not visible because the scutum is completely covered with the mould; scutum much shorter than pronotum (28:44); notauli not visible among the mould; scutellum and metanotum not visible, because they are completely covered with mould; propodeum not visible, because it is hidden behind the darkened wings; shape of pronotum and scutum usual for Dryininae; forewing completely darkened, with the usual venation of Dryininae; pterostigma narrow, much longer than broad (40:6); marginal cell apparently open, but almost closed; distal part of stigmal vein much longer than proximal part (50:11); stigmal vein not S-shaped, forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedian cells); fading veins are visible in the remaining distal region of the forewing; hindwing not visible, because hidden under the forewing; forewing shape usual for Dryininae; front leg segments in the following proportions: 46 (coxa): 40 (trochanter): 80 (femur): 70 (tibia): 23 (tarsal segment 1): 5 (tarsal segment 2): 13 (tarsal segment 3): 22 (tarsal segment 4): 43 (tarsal segment 5); enlarged claw slightly shorter than tarsal segment 5 (37:43); fore trochanters slender and long, curved, with a long proximal stalk, broadened more distally than the half-way; fore trochanters approximately four times as long as broad (40:10) (maximum breadth measured on the distal club); segments 2 and 3 of fore tarsus produced into hooks; rudimentary claw present; arolium much shorter than enlarged claw (5:37); enlarged claw with 1 subapical tooth and with a row of 15 lamellae; subapical tooth of en-

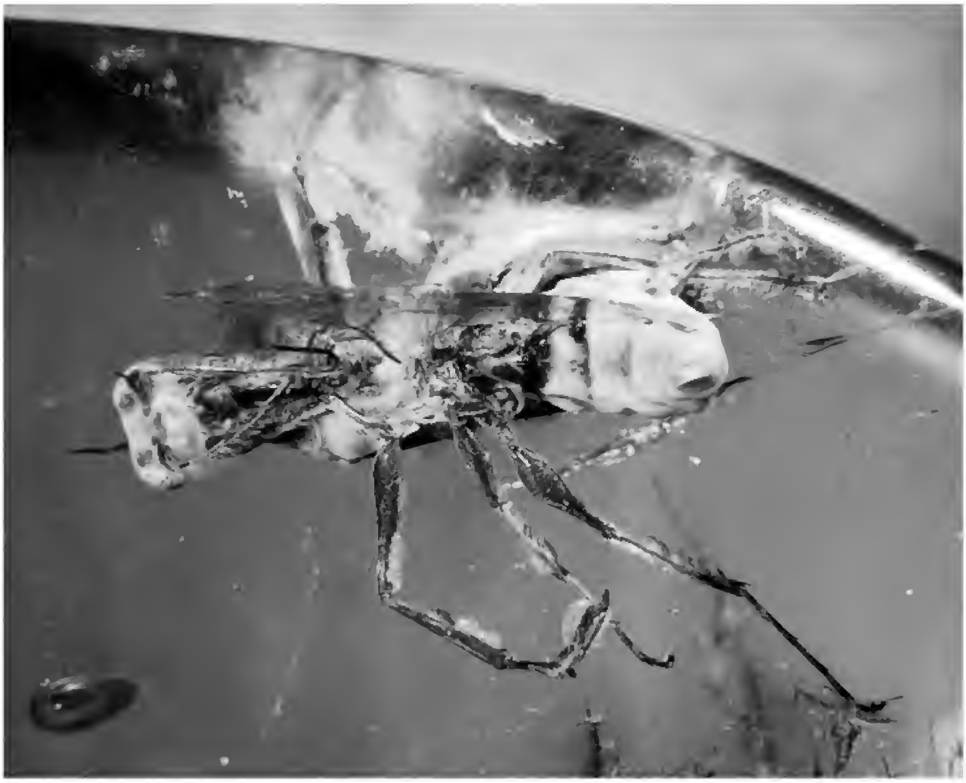


Fig. 6. *Dryinus reifi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2370, ventral view. Without scale.

larged claw large, long and pointed, situated very near the distal apex of the enlarged claw; distal apex of enlarged claw not spatulate; segment 5 of fore tarsus with two rows of lamellae (it is not possible to count the number of lamellae; however, they are at least 17, distributed on all length); distal apex of segment 5 with a group of lamellae (it is not possible to count the number); mid leg segments in the following proportions: 16 (coxa): 12 (trochanter): 45 (femur): 48 (tibia): 36 (tarsal segment 1): 14 (tarsal segment 2): 10 (tarsal segment 3): 6 (tarsal segment 4): 8 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions: 28 (coxa): 13 (trochanter): 65 (femur): 70 (tibia): 39 (tarsal segment 1): 23 (tarsal segment 2): 16 (tarsal segment 3): 8 (tarsal segment 4): 8 (tarsal segment 5); petiole shape and length usual for Dryininae; maxillary palps with 6 segments; labial palps with 3 segments; length and breadth of wings usual for Dryininae; shape and morphology of the body usual for Dryininae; tibial spur formula 1, 1, 2.

Systematic position. – The palp formula is 6/3: In the holotype the palps are only partly visible; however the right maxillary palp clearly shows 4 segments and in all *Dryinidae* the maxillary palps are geniculated after the first 2 segments and the first 2 segments are very small; for this reason, always the distal part of the palps is visible after the geniculation; if 4 segments are visible, one has to add the first 2 segments to calculate the total number of segments. A similar situation is present also in labial palps which always have a geniculation after the first segment; after this genic-

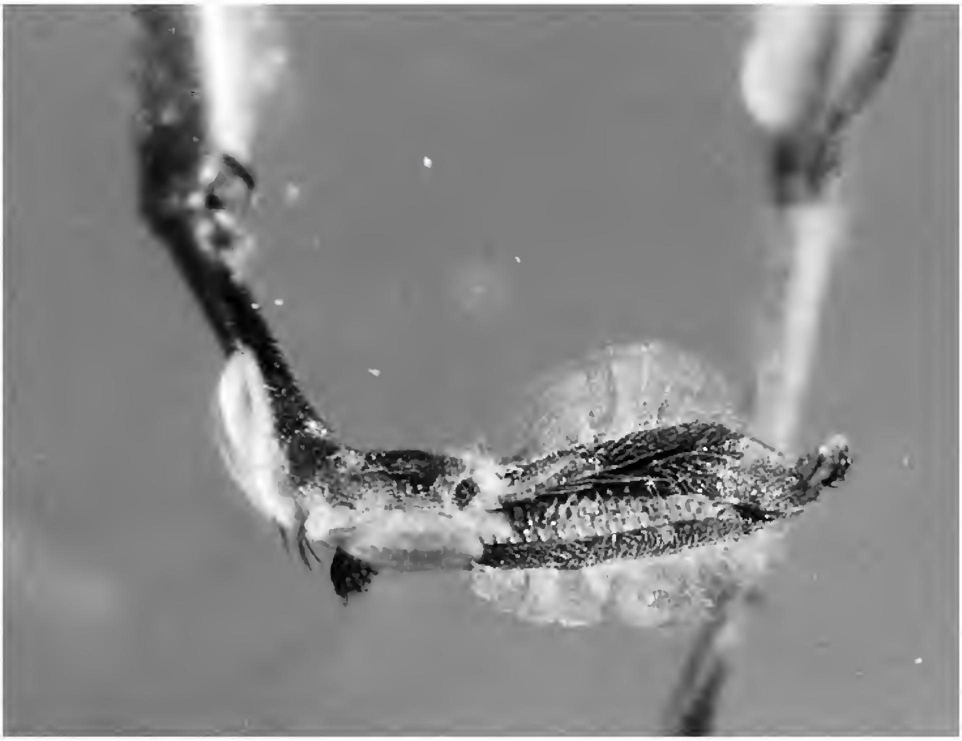


Fig. 7. *Dryinus reifi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2370, fore tarsal chela. Without scale.

ulation there can be 1 or 2 distal segments; in the holotype of *D. reifi* only one long segment is visible; when a labial segment is so long and so protruding, the distal part of the labial palps is generally composed of 2 segments and the labial palps have totally 3 segments. In the key to the genera of the females of Dryininae, there are two only genera with palpal formula 6/3, viz *Dryinus* and *Megadryinus*. However, *Megadryinus* has the enlarged claw much longer than fore tibia, so that the holotype of *D. reifi* cannot be a *Megadryinus*, while it fits perfectly into the genus *Dryinus*.

After the key of BRUES (1933), *D. vetus* (which we have not seen) must be a different species because the third antennal segment is approximately twice as long as segment 4, whereas in *D. reifi* the third segment is 1.58 times as long as segment 4. This ratio is similar to that of *D. mortuorum*. However, in *D. mortuorum* the subapical tooth is more distant from the distal apex, while in *D. reifi* this tooth is very near the distal apex.

The other Baltic amber species of *Dryinus*, *D. bruesi* (OLMI) and *D. balticus* (OLMI), belong to a different group of species, the *gryps* group, whereas *D. reifi* clearly belongs to the *collaris* group, because of the presence of 1 only subapical tooth in the enlarged claw and the absence of a broad distal lamella. *D. bruesi* has no subapical teeth and *D. balticus* has a row of 5 subapical teeth. Because of these characters *D. bruesi* and *D. balticus* belong to the *gryps* group.

Dryinus wunderlichi n. sp.

Figs 8–10

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2373 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany.

Type locality: Baltic.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).

Derivation of name: Named after Mr JÖRG WUNDERLICH (Straubenhardt) who donated the type specimen to SMNS.

Male: unknown.

Hosts: unknown.

Diagnosis (female). – This species is distinguished by the following combination of characters in the female sex: Scutum sculptured by numerous oblique longitudinal keels, with antennal segment 3 approximately twice as long as segment 4 and with antennal segment 5 about nine times as long as thick.

Systematic position. – Because of the notauli and the presence of a subapical tooth in the enlarged claw, *Dryinus wunderlichi* belongs to the *collaris* group. In this group other three fossil species are known: *D. vetus* (BRUES), *D. mortuorum* (BRUES) and *D. reifi* n. sp. However, *D. wunderlichi* is similar to *D. vetus*, because the antennal segment 3 is approximately twice as long as segment 4 (in *D. reifi* and *D. mortuorum* the antennal segment 3 is less than twice as long as segment 4). From *D. vetus* the new species may be distinguished for the scutum sculptured by numerous oblique and longitudinal keels (the scutum is smooth in *D. vetus*) and for the length of the antennal segment 5 (it is about nine times as long as thick, whereas in *D. vetus* it is about three times as long as thick).

Description. – Fully winged; length 6.68 mm; colour apparently black, with antennae, mandibles and legs brown; antennae 10-segmented, long and slender, apparently covered with very short and dense hairs, slightly thickened distally; antennal rhinaria apparently present on segments 6–10 (2 rhinaria on segment 10; 1 rhinarium on each of the segments 6–9); however, the antennal segment 5 is not completely distinct; antennal segments in the following proportions: 12:6:43:21.5:16:10:9:9:8:9; antennae much shorter than body, approximately 3.5 times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): 143.5:41; head slightly excavated; the sculpture of the head is not completely distinct; however a few longitudinal and irregular keels are visible on the sides of the ocellar triangle and along the frontal line; apparently the head is granulated and rugose near the antennal toruli; eyes normally bulging; posterior ocelli not visible, because the posterior region of the head is hidden under a large air bubble, so that it is not possible to measure POL, OL, OOL, OPL and TL; only the anterior ocellus is distinctly visible; frontal line present in front of the anterior ocellus; however, it is not possible to see if the frontal line is complete or incomplete, because it is partly hidden under the antennae; clypeus anteriorly not emarginated; mandibles not completely visible, so that the number of teeth is not visible; occipital carina visible only in the ventral side of the head, not visible in the dorsal side, because of the air bubble covering the posterior region of the head; for this reason it is not possible to see if the occipital carina is complete or incomplete; pronotum crossed by an anterior and a posterior strong transverse impression, between disc and respectively anterior and posterior collar; disc slightly humped; posterior collar very short; pronotum apparently smooth, punctate and without sculpture among the punctures; pronotum shorter than head (31:41); pronotal tubercles reaching the tegulae; scutum

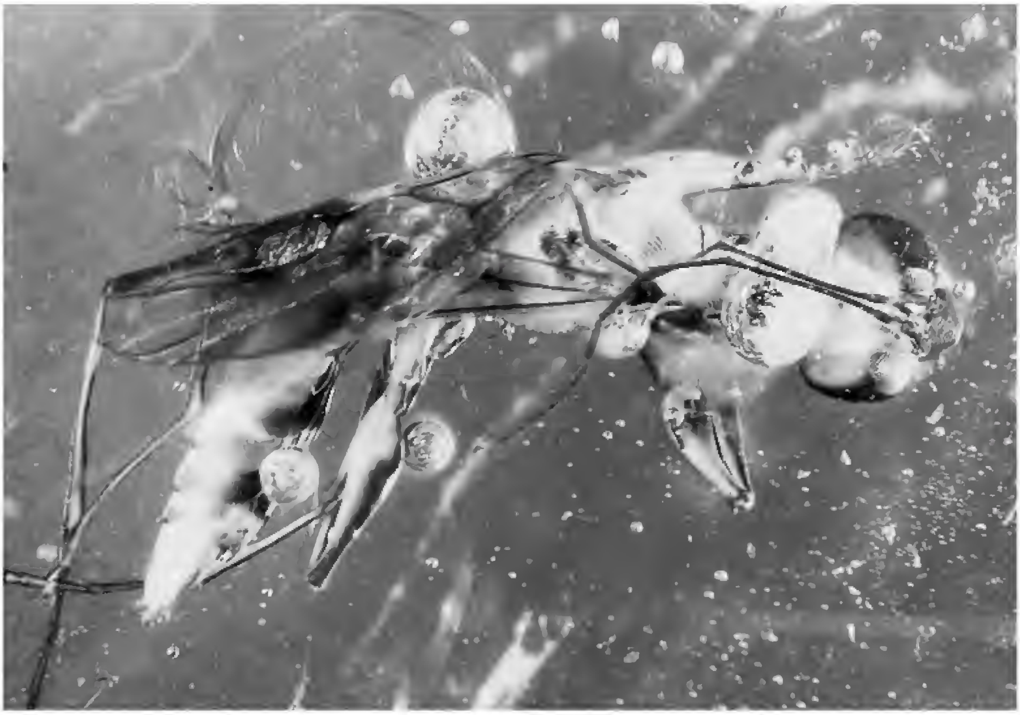


Fig. 8. *Dryinus wunderlichi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2373, dorsal view. Without scale.

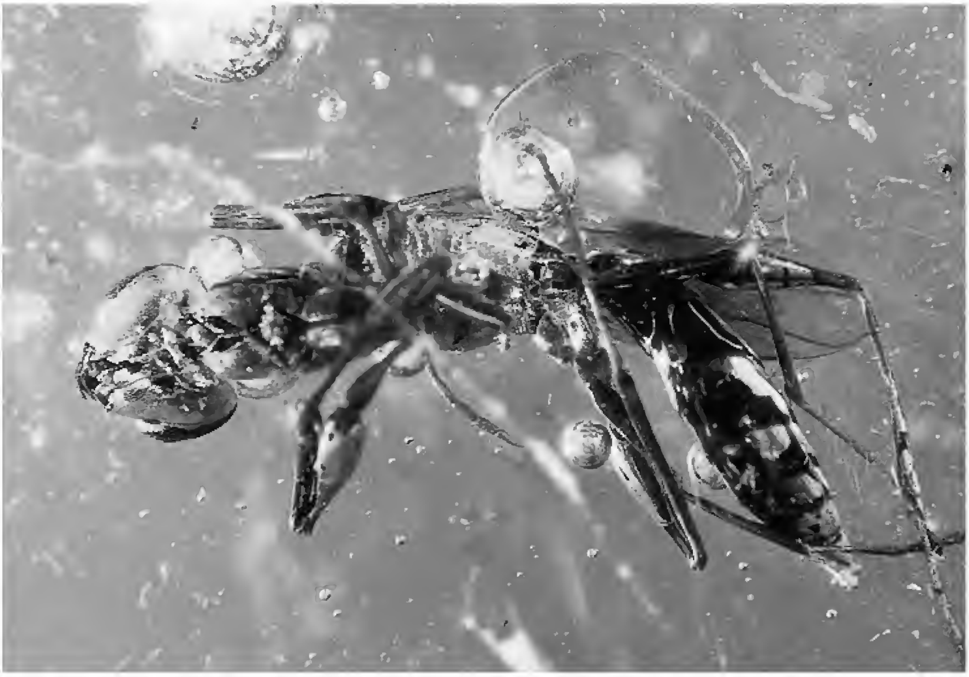


Fig. 9. *Dryinus wunderlichi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2373, ventral view. Without scale.

shiny, sculptured by numerous longitudinal and oblique keels; scutum much shorter than pronotum (20:31); notauli composed of many punctures, incomplete, reaching approximately 0.80 length of scutum; scutellum shorter than scutum (13:20); scutellum shiny, rugose; metanotum shorter than scutellum (7:13); the sculpture of the metanotum is not visible, because the metanotum is hidden under an antenna and air bubbles; propodeum shorter than head (37:41), reticulate rugose; the posterior surface of the propodeum is not visible because it is hidden by the wings; shape of pronotum and scutum usual for Dryininae; forewing apparently partly darkened, with the usual venation of Dryininae; pterostigma narrow, much longer than broad (40:6); marginal cell apparently open, but almost closed; distal part of stigmal vein much longer than proximal part (41:8); stigmal vein not S-shaped, forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedian cells); fading veins are visible in the remaining distal region of the forewing; hindwing partly visible, because hidden under the forewing; forewing shape usual for Dryininae; front leg segments in the following proportions: 40 (coxa): 33 (trochanter): 48 (femur): 48 (tibia): 23 (tarsal segment 1):21 (tarsal segment 4): 36 (tarsal segment 5); front tarsal segments 2 and 3 not distinctly visible; enlarged claw slightly shorter than tarsal segment 5 (30:36); fore trochanters slender and long, curved, with a long proximal stalk, broadened more distally than the half-way; fore trochanters approximately 4.5 times as long as broad (33:7) (maximum breadth measured on the distal club); rudimentary claw present; arolium much shorter than enlarged claw (6:30); enlarged claw with a large subapical tooth and a row of 10 lamellae; distal apex of enlarged claw not spatulate; segment 5 of fore tarsus with two rows of lamellae (it is not possible to count the number of lamellae; however, they are numerous and distributed on all

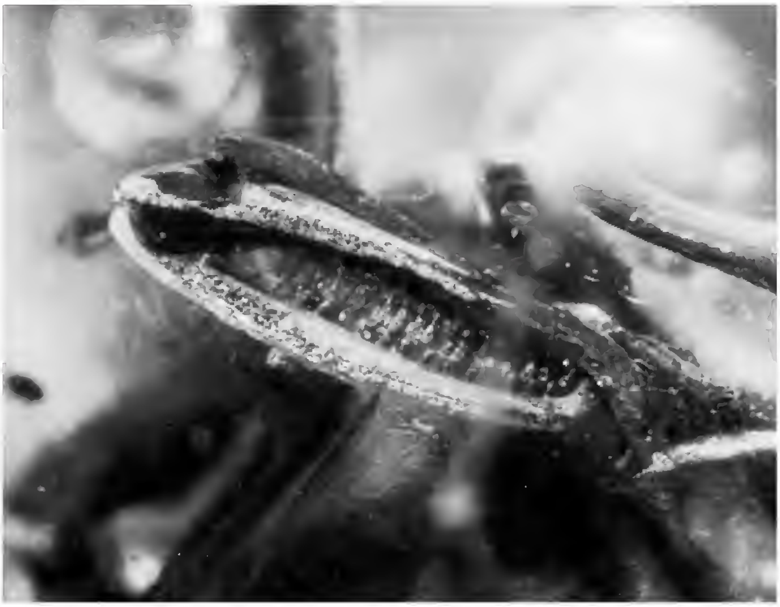


Fig. 10. *Dryinus wunderlichi* n. sp., ♀ holotype SMNS BB-2373, fore tarsal chela. Without scale.

length); distal apex of segment 5 with a group of lamellae (it is not possible to count the number); mid leg segments in the following proportions: 18 (coxa): 8 (trochanter): 38 (femur): 44 (tibia): 27 (tarsal segment 1): 12 (tarsal segment 2): 7 (tarsal segment 3): 4 (tarsal segment 4): 7 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions: 24 (coxa): 10 (trochanter): 50 (femur): 65 (tibia): 21 (tarsal segment 1): 16 (tarsal segment 2): 12 (tarsal segment 3): 5.5 (tarsal segment 4): 9 (tarsal segment 5); petiole shape and length usual for Dryininae; maxillary palps with 6 segments; labial palps with 3 segments; length and breadth of wings usual for Dryininae; shape and morphology of the body usual for Dryininae; tibial spur formula 1, 1, 2.

According to the above considerations the following new key to the females of the fossil species of Palaearctic *Dryinus* can be proposed (excl. *Dryinus muenchi* n. sp. which cannot be assigned to one of the following two groups):

1 Enlarged claw with 1 subapical tooth, never with a broad distal lamella (Fig. 486 in OLMI, 1984) .... *collaris* (L.) group
2 Enlarged claw without subapical tooth (Fig. 685 in OLMI, 1984), or with at least 2 subapical teeth (Fig. 676 in OLMI, 1984); rarely with only 1 subapical tooth, but in this case with a very broad distal lamella (Fig. 674 in OLMI, 1984) .... *gryps* (REINHARD) group

collaris group (females)
1 Antennal segment 3 approximately twice as long as segment 4 2
– Antennal segment 3 less than twice as long as segment 4 3
2 Scutum smooth, except at anterior corners where it is punctate and reticulate rugose; antennal segment 5 about three times as long as thick .... *vetus* (BRUES)
– Scutum sculptured by numerous oblique longitudinal keels; antennal segment 5 about nine times as long as thick .... *wunderlichi*
3 Subapical tooth of the enlarged claw more distant from the distal apex .... *mortuorum* (BRUES)
– Subapical tooth of the enlarged claw nearer the distal apex .... *reifi* n. sp.

gryps group (females)
1 Notauli incomplete reaching approximately 0.66 length of scutum .... *janzeni* OLMI
– Notauli complete, posteriorly separated 2
2 Pronotum humped, with a distinct disc and two transverse impressions (Fig. 664 B in OLMI, 1984); anterior and posterior collar distinct; posterior collar very short .... *bruesi* (OLMI)
– Pronotum not humped, without disc, only with a transverse impression between anterior and posterior collar (Fig. 665 A in OLMI, 1984) .... *balticus* (OLMI)

Genus *Palaeodryinus* n. gen.

Type species: *Palaeodryinus groehni* n. sp., by present designation.
Derivation of name: After "palaeo" and the genus *Dryinus*.

Diagnosis (female). – See type species, since monotypic.

Palaeodryinus groehni n. sp.

Figs 11–14

Holotype: Female specimen no. 4302 (old no. 1228 in coll. GRÖHN) in the amber collection of the Geologisches und Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, Germany.
Type locality: Baltic.
Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).
Derivation of name: Named after the collector Mr CARSTEN GRÖHN (Glinde) who declared in will that this specimen of his collection will be inherited to the GPI in Hamburg.
Male: unknown.

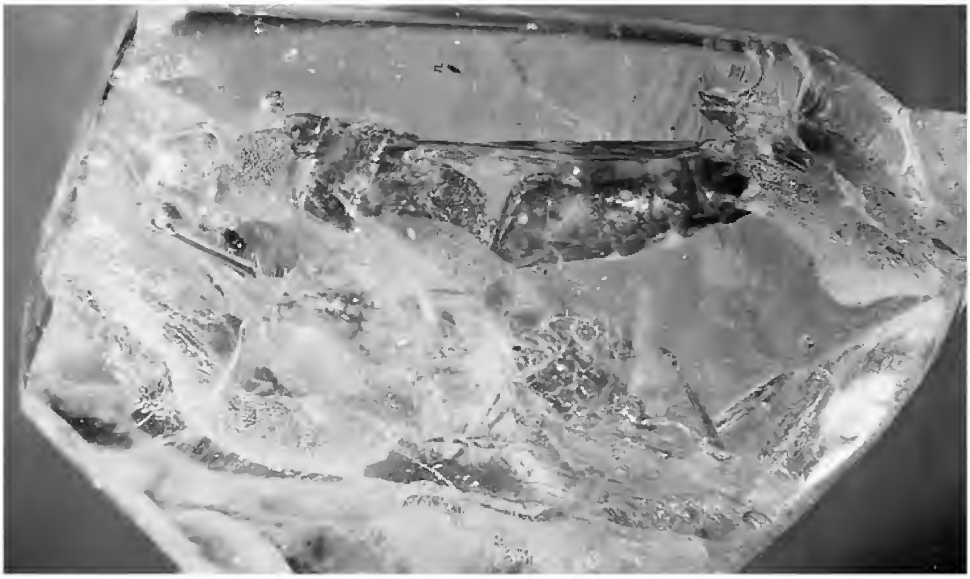


Fig. 11. *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., ♀ holotype GPI 4302. Without scale.

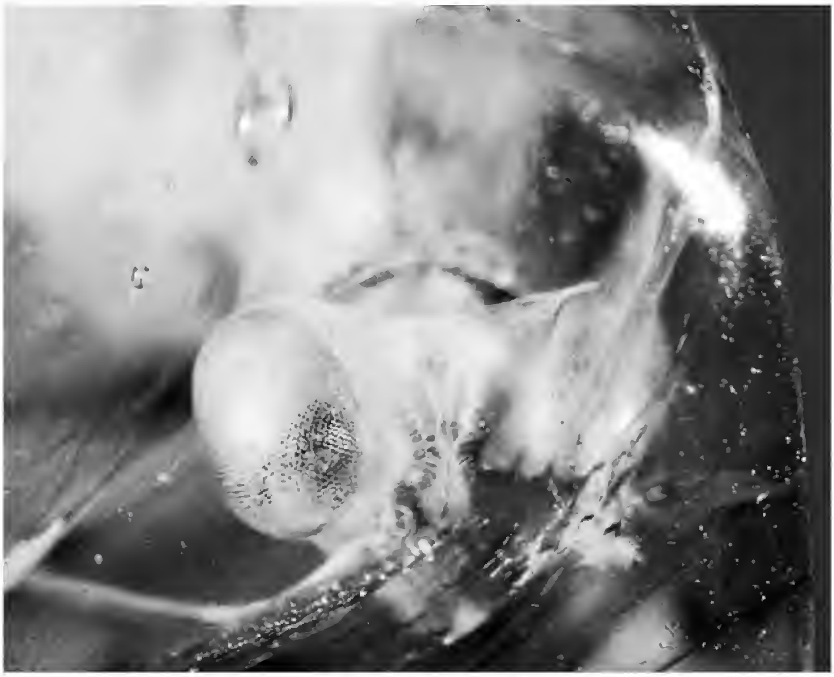


Fig. 12. *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., ♀ holotype GPI 4302, head. Without scale.

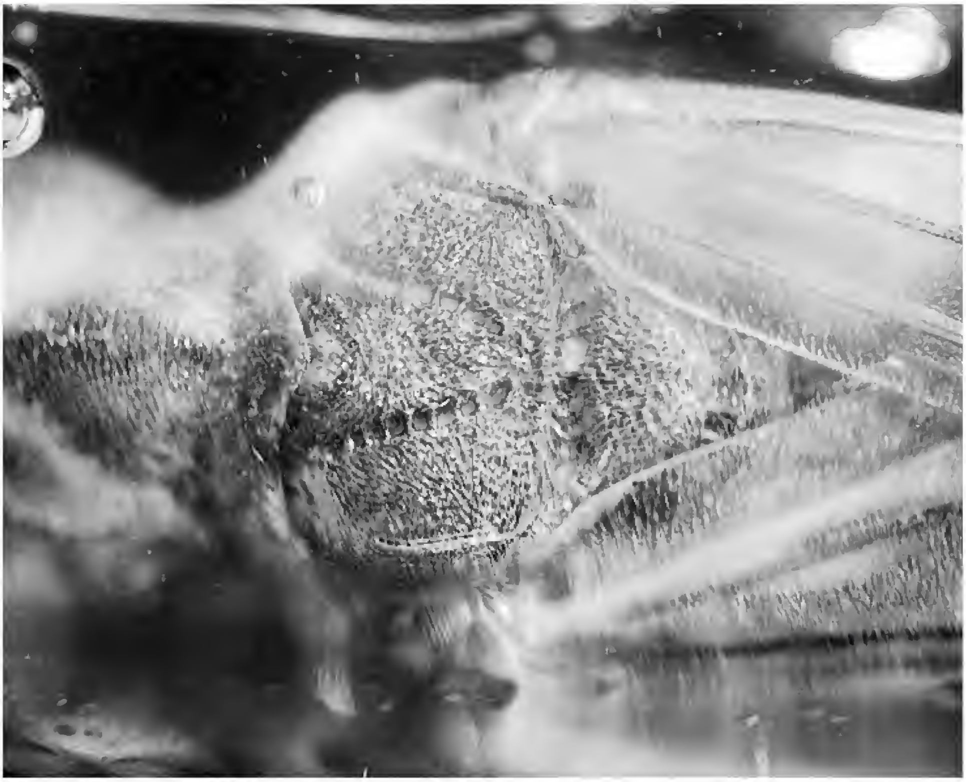


Fig. 13. *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., ♀ holotype GPI 4302, dorsal view of thorax. Without scale.

Hosts: unknown.

Diagnosis (female). – Fully winged; large (body length nearly 10 mm); forewing with costal, median and submedian cells distinctly enclosed by pigmented veins and with distal part of stigmal vein much longer than proximal part; antennae without tufts of long hairs on segments 5–10; ocelli present; occipital carina complete; pronotum with a distinct anterior collar and a posterior disc separated by a transverse impression; disc of pronotum swollen; fore trochanters long and slender; epicnemium visible; fore tarsus chelate; enlarged claw not spatulate; segment 5 of fore tarsus more than 6 times as broad as enlarged claw; median leg with a tibial spur.

Description. – Fully winged; length 9.81 mm; colour apparently testaceous, with antennae darkened, except for bright segments 9–10; antennae 10-segmented, short and slender, covered with dense and short hairs, slightly thickened distally; antennal rhinaria not visible, because only the proximal half of the antennae is distinctly visible; antennal segments in the following proportions: 10:4:24:11:7:6:5:4:4:6; antennae much shorter than body, approximately 4.5 times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): 81:18; head flat, dull, hairy, and apparently granulated; clypeus hairy, with anterior margin rounded, not bidentate; mandibles with 4 teeth successively larger from anterior to posterior tooth; occipital carina complete, laterally not reaching the eyes; occiput excavated; eyes normally bulging; POL = 3; OL = 5; OOL = 17; OPL = 2.5; TL

= 2; frontal line absent; in place of the frontal line there is a longitudinal median slender furrow; on the sides of this furrow there are two oblique longitudinal keels forming a V; the two branches of the V begin on the sides of the anterior ocellus and meet in the centre of the frons; distal of this junction they continue forming a single keel almost reaching the clypeus; vertex behind the ocelli with two short keels connecting the posterior ocelli with the occipital carina; propleura prominent and dorsally visible between the head and pronotum; pronotum long, crossed by an anterior strong transverse impression, with a posterior disc, a posterior little transverse impression, and a short posterior collar; pronotum hairy, dull, apparently with anterior collar granulated and disc sculptured by numerous transverse keels, slightly longer than head (22:18); disc of pronotum swollen, longer than anterior collar (12:3.5); pronotal tubercles reaching the tegulae; scutum dull, hairy, completely reticulate rugose, much shorter than pronotum (13:22); notauli incomplete, reaching approximately 0.9 length of scutum; scutellum dull, hairy, reticulate rugose, and much shorter than scutum (6:13); metanotum dull, rugose, shorter than scutellum (3:6); propodeum slightly longer than scutum (16:13), with dorsal surface shorter than posterior surface (10:18); dorsal surface of propodeum sculptured by numerous large areolae; posterior surface of propodeum with two complete longitudinal keels; lateral areas sculptured by numerous large areolae; the median area is not distinctly visible, but it appears to be smooth; mesopleura and metapleura dull, rugose; epicnemium visible; shape of head, scutum, scutellum, metanotum and propodeum usual for Dryininae; forewing with two dark transverse bands, with the usual venation of Dryininae; pterostigma long and narrow, much longer than broad (15:3); shape of pterostigma usual for Dryininae; marginal cell open; stigmal vein slightly S-shaped; distal part of stigmal vein much longer than proximal part (18:6); stigmal vein rounded, not forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedian cells); hindwing not visible; fore leg segments in the following proportions: 18 (coxa): 18 (trochanter): 35 (femur): (tibia not visible): (tarsal segment 1 not visible): 2 (tarsal segment 2): 3 (tarsal segment 3): 9 (tarsal segment 4): 13 (tarsal segment 5); enlarged claw slightly shorter than tarsal segment 5 (10:13); fore trochanters long and slender, slightly curved, with a long proximal stalk, more than five times as long as broad (18:3); shape of trochanters usual for Dryininae; segment 3 of fore tarsus produced into a hook; rudimentary claw and arolium not visible because the arolium area is hidden; enlarged claw not spatulate, slightly curved; inner side of the enlarged claw showing numerous hairs, apparently without lamellae; the chela is closed so that it is not possible to see if there is a subapical tooth; however, apparently the subapical tooth is absent; distal apex of enlarged claw pointed; segment 5 of fore tarsus very broad, "sole-shaped", with tens of lamellae beginning in the proximal third and present without interruption until the distal apex; mid leg segments in the following proportions: 7(coxa): 5 (trochanter): 22 (femur): 27 (tibia): 15 (tarsal segment 1): 6 (tarsal segment 2): 3 (tarsal segment 3): 2 (tarsal segment 4): 5 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions: 15 (coxa): 5 (trochanter): 30 (femur): 31 (tibia); tarsal segments not visible; petiole shape and length usual for Dryininae; maxillary palps with 6 segments; labial palps not visible; shape, length and breadth of wings usual for Dryininae; shape and morphology of the body usual for Dryininae; tibial spurs 1, 1, 1 (however, the distal apex of hind tibiae is not distinctly visible so that it is not possible to exclude that there are two tibial spurs).

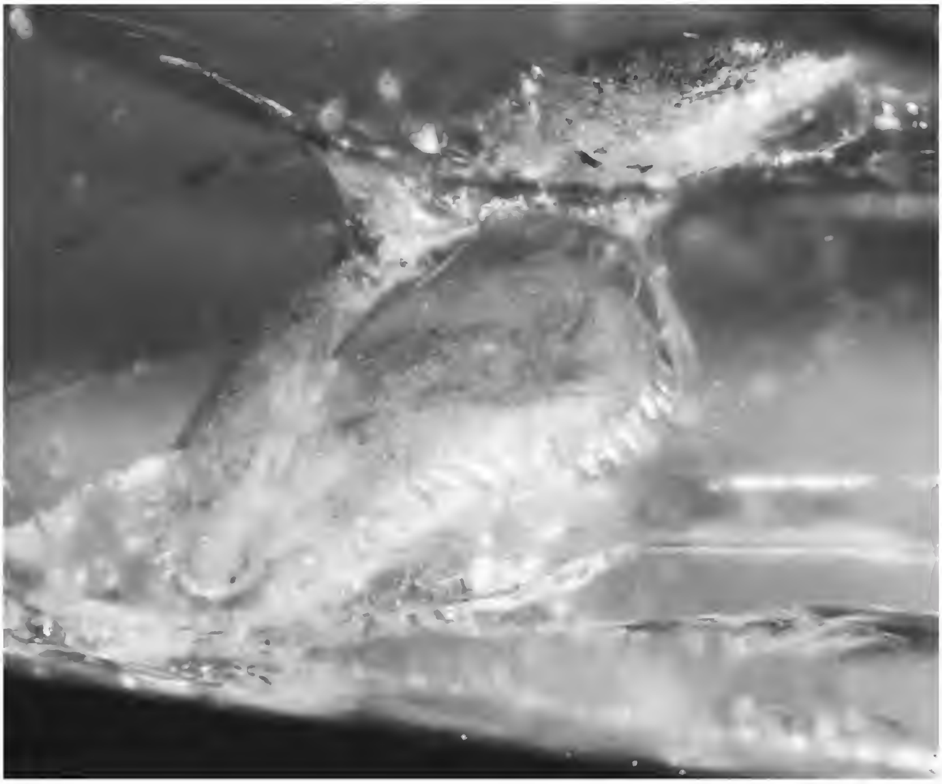


Fig. 14. *Palaeodryinus groehni* n. gen. n. sp., ♀ holotype GPI 4302, fore tarsal chela. Without scale.

Systematic position. – In the only known specimen of this species it is not possible to see if the rudimentary claw is present or absent, so that it is difficult to include this species in the key to the subfamilies of Dryinidae. However, the presence of a distinct epicnemium, very slender and long fore trochanters, very long pterostigma, swollen disc of pronotum and three basal cells of forewing distinctly enclosed by pigmented veins suggest that this species belongs to Dryininae subfamily. Of course only the finding of a further specimen with visible rudimentary claw may confirm this attribution.

In the key to Dryininae genera the palpal formula is very important. However, in the only known specimen of this species, only the maxillary palps are visible and distinctly composed of 6 segments; on the other hand, the labial palps are not visible, so that it is very difficult to attribute this species to a known genus of Dryininae. However, the absence of tufts of long hairs in the antennal segments 5–10 permit to exclude that this species is a *Thaumatodryinus*.

The main diagnostic morphological character of this species is the very large segment 5 of fore tarsus. It is indeed very extraordinary, being more than six times as broad as the enlarged claw. Furthermore, segment 5 of fore tarsus is approximately twice as thick as segment 4. At last the inner side of segment 5 of fore tarsus shows several dozens of lamellae that cover completely the surface. A similar "sole-shaped" segment 5 of fore tarsus is unknown from any other dryinids. Because of this unique autapomorphic character this species may be attributed to a new genus within Dryininae.

Genus *Harpactosphecion* HAUPT, 1944

Revised diagnosis. – This genus is distinguished from all other fossil and extant genera by the following combination of characters (female): Female fully winged, with chelate fore tarsi and raptorial habitus; forewing with 3 basal cells clearly enclosed by pigmented veins; maxillary palps with 5–6 segments; labial palps with 2–3 segments; fore legs with trochanters more than twice as long as broad; chela with rudimentary claw; antennae long and slender, without tufts of long hairs, with segment 3 more than five times as long as segment 2; notauli complete; scutum never sculptured by numerous and parallel longitudinal keels; enlarged claw with two subapical teeth.

Taxonomical note. – The spelling of the names of the species here attributed to the genus *Harpactosphecion* (viz *gracilis*, *deletus*, *filicornis*, and *sucinus*) is changed to *gracile*, *deletum*, *filicorne*, and *sucinum* in accordance with Art. 30 IRZN, because sphecion is a Greek word with neuter gender.

New updated key to the genera of Dryininae (females):

1 Antennae with tufts of long hairs on segments 5–10 (Fig. 19 in OLMI, 1984) .... *Thaumatodryinus* PERKINS
– Antennae without tufts of long hairs (Fig. 529 in OLMI, 1984) 2
2 Segment 5 of fore tarsus more than 6 times as broad as enlarged claw (Fig. 14) .... *Palaeodryinus* n. gen.
– Segment 5 of fore tarsus less than twice as broad as enlarged claw (Figs 529, 660 in OLMI, 1984) 3
3 Palp formula 6/3 4
– Palp formula different 6
4 Enlarged claw much longer than fore tibia (Fig. 660 in OLMI, 1984) .... *Megadryinus* RICHARDS
– Enlarged claw as long as, or shorter than fore tibia (Fig. 529 in OLMI, 1984) 5
5 Antennae very long and slender, with segment 3 more than five times as long as segment 2; notauli complete; scutum never sculptured by numerous and parallel longitudinal keels .... *Harpactosphecion* HAUPT
– Antennae shorter and less slender, with segment 3 not more than five times as long as segment 2; occasionally antennal segment 3 more than five times as long as segment 2; in this case the notauli may be complete, but then the scutum is completely sculptured by numerous and parallel longitudinal keels .... *Dryinus* LATREILLE
6 Enlarged claw without subapical teeth (Fig. 47 D in OLMI, 1989) .... *Gonadryinus* OLMI
– Enlarged claw with 1–2 subapical teeth (Fig. 70 E in OLMI, 1989; Fig. 10 in OLMI, 1999b) 7
7 Enlarged claw with 1 subapical tooth (Fig. 70 E in OLMI, 1989). ... *Pseudodryinus* OLMI
– Enlarged claw with 2 subapical teeth (Fig. 10 in OLMI, 1999b) . *Harpactosphecion* HAUPT

The above key does not include the fossil genus *Cretodryinus* PONOMARENKO, because the only known specimen is not sufficiently preserved to see the distinguishing generic characters.

Harpactosphecion gracile (BRUES, 1933)

Figs 15–22

Neotype (Figs 15–20): Female specimen no. 1138–2 in the amber collection of Mr HANS WERNER HOFFEINS (Hamburg, Germany), who has declared in will that this specimen will be

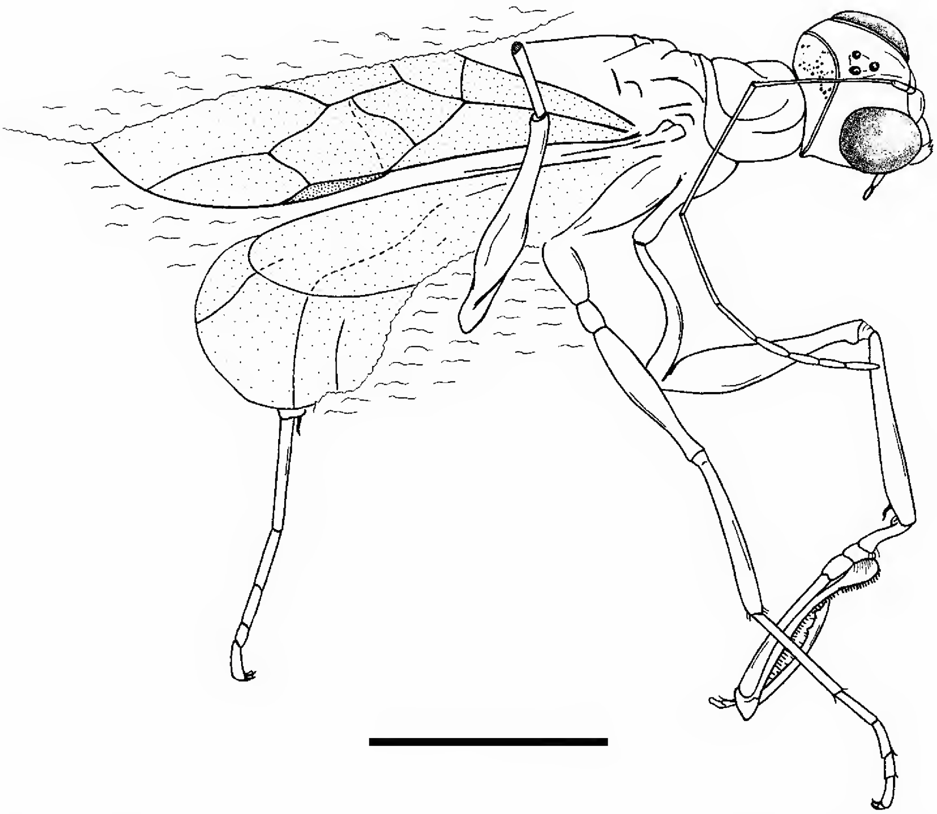


Fig. 15. *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. Hoffeins. Scale 2 mm.

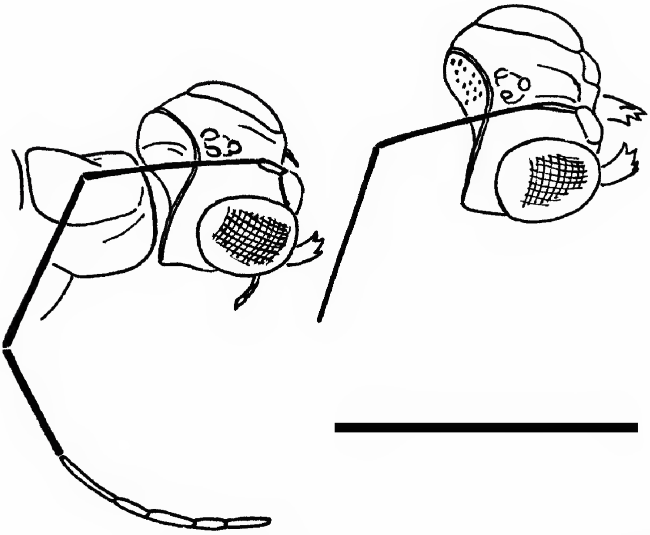


Fig. 16. *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. Hoffeins, head. Scale 2 mm.

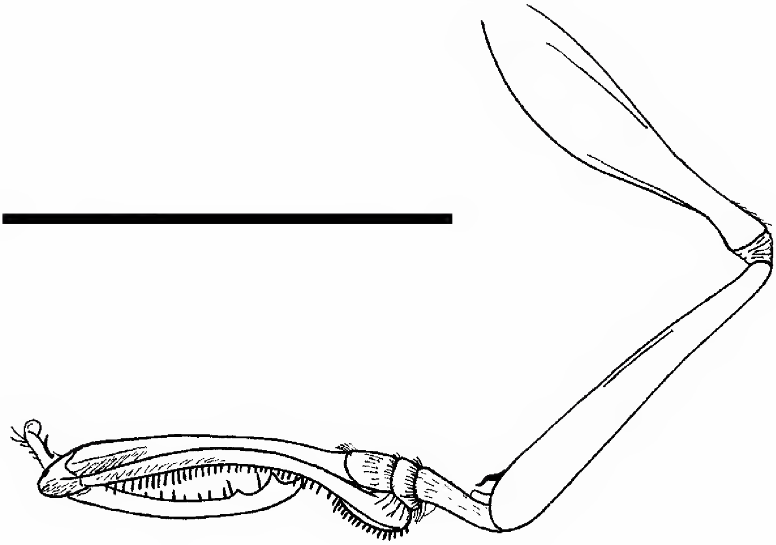


Fig. 17. *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. Hoffeins, fore tarsal chela. Scale 2 mm.

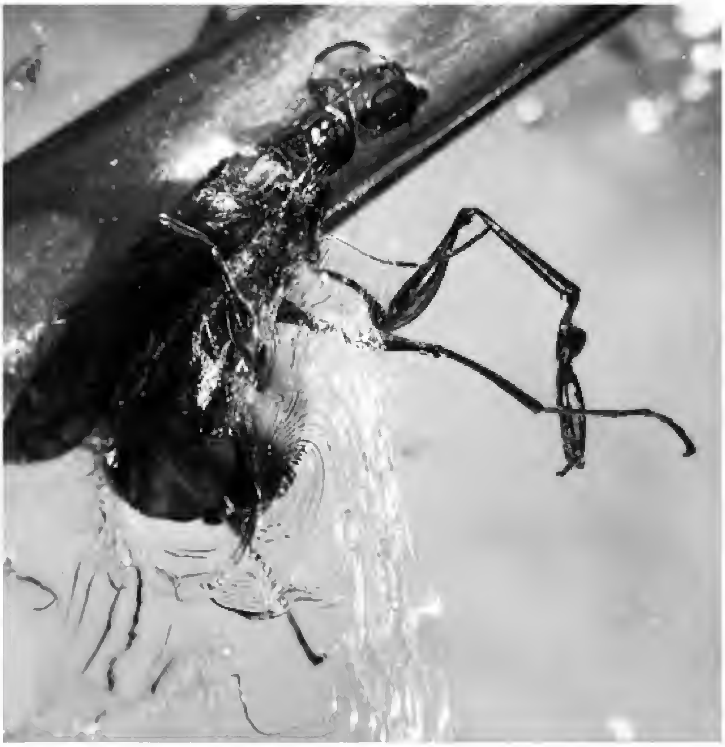


Fig. 18. *Harpactosphecion gracile* (Brues, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. Hoffeins. Without scale.

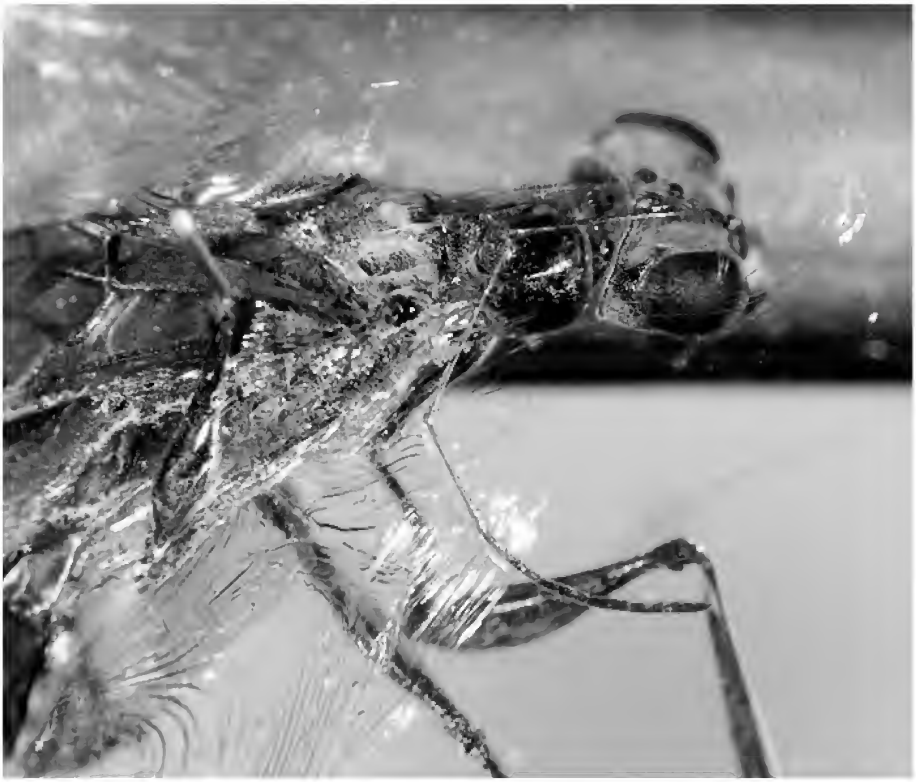


Fig. 19. *Harpactosphecion gracile* (BRUES, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. HOFFEINS, head and thorax. Without scale.

donated to the Entomological Institute in Eberswalde (Germany). The holotype was in the Königsberg amber collection, but has to be regarded as lost (see Appendix).

Type locality: Baltic.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).

Male: unknown.

Hosts: unknown.

Revised diagnosis (female). – This species is distinguished from the other species of the genus *Harpactosphecion* by the following combination of characters in the female sex: Antennal segment 4 approximately as long as segment 3 and with antennal segments 8 and 9 approximately same length.

Redescription (neotype). – Fully winged; length 6.37 mm; colour apparently black, with chela brown; antennae 10-segmented, long and slender, covered with dense and short hairs, slightly thickened distally; antennal rhinaria present on segments 5–10 (2 rhinaria on segment 10; 1 rhinarium on each of the segments 5–9); antennal segments in the following proportions: 10:6:49:51:32:18:13:10:8:12; antennae slightly shorter than body, approximately five times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): 210:42; head slightly convex, dull and punctate, covered with dense and short hairs; clypeus not distinctly visible, because covered with mould; mandibles with only two teeth visible, the others being hidden under mould; occipital carina

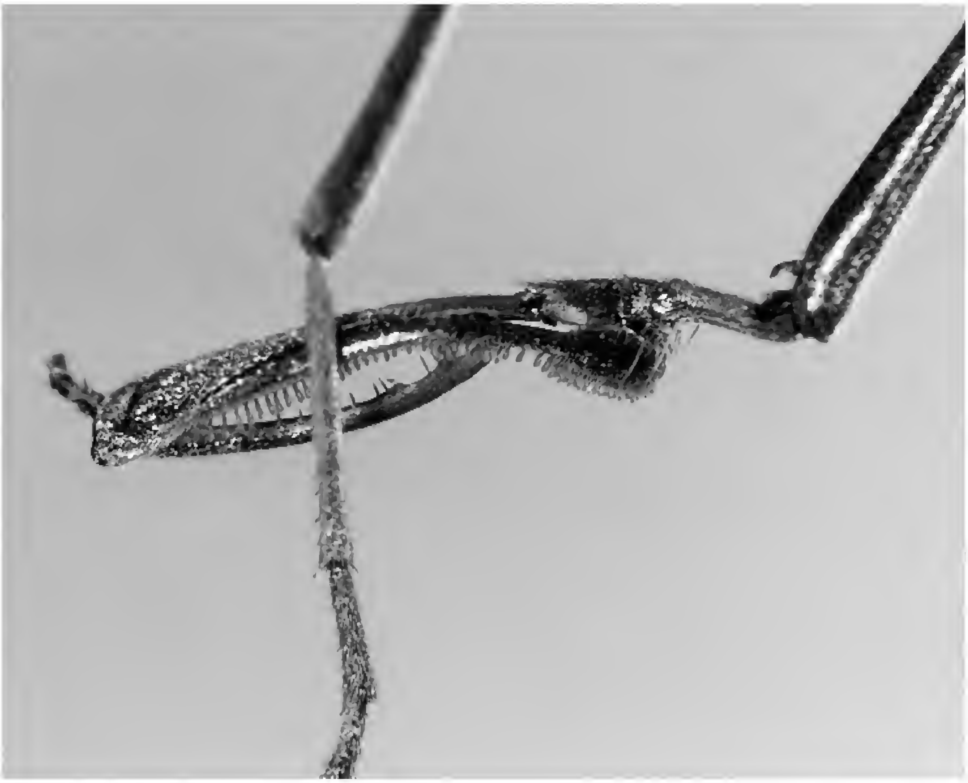


Fig. 20. *Harpactosphecion gracile* (BRUES, 1933), ♀ neotype no. 1138–2, coll. HOFFEINS, fore tarsal chela. Without scale.

complete, laterally not reaching the eyes; occiput excavated; eyes normally bulging; POL = 2; OL = 2.5; OOL = 13; OPL = 2; TL = 8; frontal line complete; pronotum crossed by an anterior strong transverse impression between anterior collar and disc; disc slightly humped; posterior collar very short; pronotum apparently shiny, punctate, without sculpture among punctures, apparently shorter than head (35:42); pronotal tubercles reaching the tegulae; scutum apparently shiny, punctate, without sculpture among punctures, covered with short hairs, much shorter than pronotum (25:35); notauli complete, posteriorly separated; minimum distance between the notauli slightly longer than antennal segment 2 (7:6); scutellum shorter than scutum (15:25), punctate, apparently without sculpture among the punctures; metanotum shorter than scutellum (11:15), not distinctly visible, because hidden by the wings; propodeum not visible, because hidden by the wings; shape of pronotum, scutum, scutellum and metanotum usual for Dryininae; forewing apparently completely darkened, with the usual venation of Dryininae; pterostima narrow, much longer than broad (37:6); marginal cell not completely visible, so that it is not possible to see if it is open or closed; distal part of stigmal vein longer than proximal part (the length of the distal part is not distinctly valuable, because it is not completely visible; however, the distal part is much longer than proximal part (40:18); stigmal vein not S-shaped, forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedi-

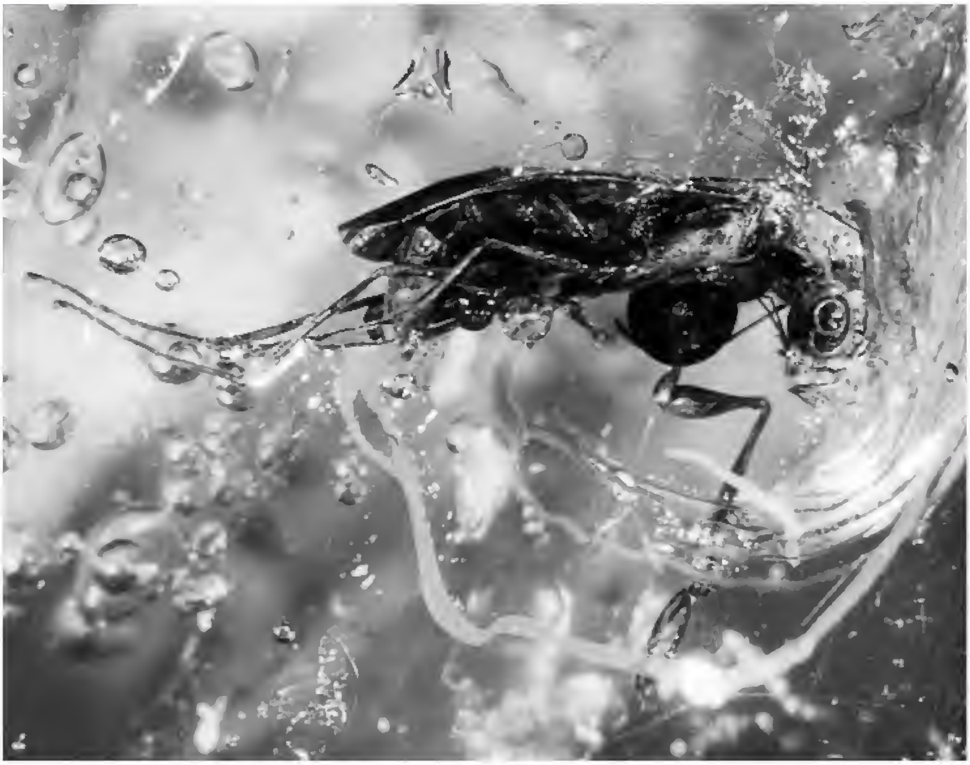


Fig. 21. *Harpactosphecion gracile* (BRUES, 1933), ♀ specimen no. 3011, coll. GRÖHN. Without scale.

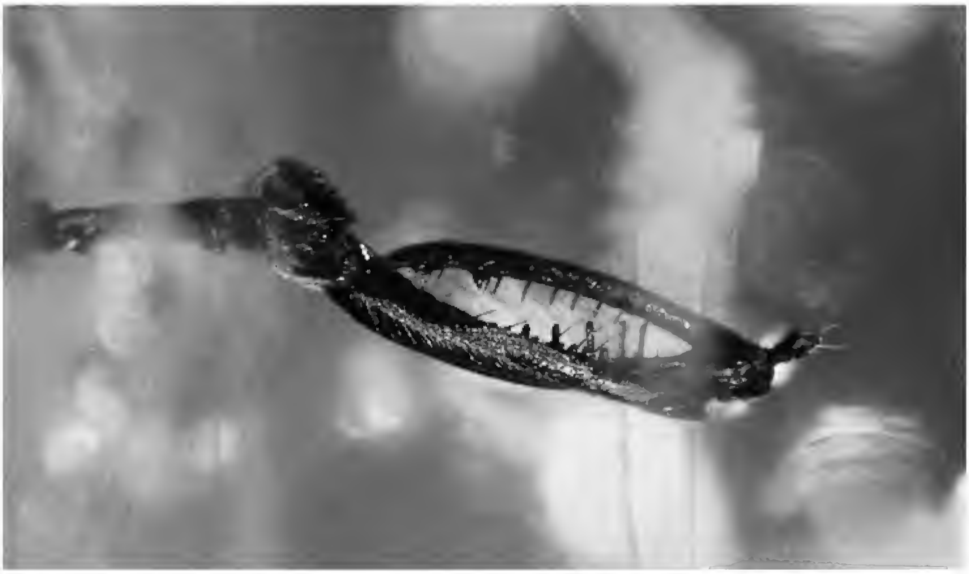


Fig. 22. *Harpactosphecion gracile* (BRUES, 1933), ♀ specimen no. 3011, coll. GRÖHN, fore tarsal chela. Without scale.

an cells); hindwing apparently darkened as the forewing; hindwing shape usual for Dryininae; front leg segments in the following proportions: 46 (coxa): 47 (trochanter): 75 (femur): 62 (tibia): 16 (tarsal segment 1): 5 (tarsal segment 2): 12 (tarsal segment 3): 48 (tarsal segment 4): 70 (tarsal segment 5); enlarged claw shorter than tarsal segment 5 (70:55); fore trochanters slender and long, very curved, with a long proximal stalk, broadened more distally than the half-way; fore trochanters approximately 6,2 times as long as broad (47:7,5)(maximum breadth measured on the distal club); segments 2 and 3 of fore tarsus produced into hooks; rudimentary claw present; arolium much shorter than enlarged claw (10:55); enlarged claw with 2 subapical teeth and with a row of 11 lamellae; subapical teeth of enlarged claw large, long and pointed; distal apex of enlarged claw not spatulate; segment 5 of fore tarsus with two rows of lamellae (8 proximal + approximately 31 distributed on all length); distal apex of segment 5 with a group of approximately 98 lamellae; mid leg segments in the following proportions: 18 (coxa): 14 (trochanter): 60 (femur): 51 (tibia): 36 (tarsal segment 1): 16 (tarsal segment 2): 10 (tarsal segment 3): 7 (tarsal segment 4): 10 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions (coxa and trochanter not visible): 65 (femur): 91 (tibia): 34 (tarsal segment 1): 19 (tarsal segment 2): 13 (tarsal segment 3): 8 (tarsal segment 4): 11 (tarsal segment 5); petiole shape and length usual for Dryininae; maxillary palps 5-segmented; labial palps not visible; shape, length and breadth of wings usual for Dryininae; shape and morphology of the body usual for Dryininae; fore and mid tibiae with 1 distal spur; distal spurs of hind tibiae not visible, because the distal extremity of the hind tibiae is hidden by dirt.

Systematic position. – The female holotype of this species is probably lost; however, the present new specimen completely agrees with the original description of Brues (1933) and therefore it is here designated as neotype. Because of the general habitus, the shape of the antennae, the presence of two subapical teeth on the enlarged claw and the complete occipital carina this species can be attributed to the genus *Harpactosphecion*.

Harpactosphecion filicorne (Brues,1923) emend.

Figs 23–35

New specimens: Female specimens no. SMNS BB-2369 (Figs 23–26) and SMNS BB-2374 (Fig. 27) in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany; female specimen without number (Figs 28) in coll. Jens-Wilhelm Janzen, Seevetal, Germany; female specimen without number (Figs 29–35) in coll. Jörg Wunderlich, Straubenhardt, Germany.

Locality: Baltic.

Horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).

Male: unknown.

Hosts: unknown.

Revised diagnosis (female). – This species is distinguished from the other species of the genus *Harpactosphecion* by the following combination of characters in the female sex: Antennal segment 4 approximately 1.3 times as long as segment 3, and with antennal segment 8 being 1.1–1.2 times as long as segment 9.

Redescription (female). – See Olmi (1999b).

Remarks. – We examined the neotype and believe that specimen SMNS BB-2369 is also belonging to *H. filicorne*, in spite of the following differences to the original description that could be observed:

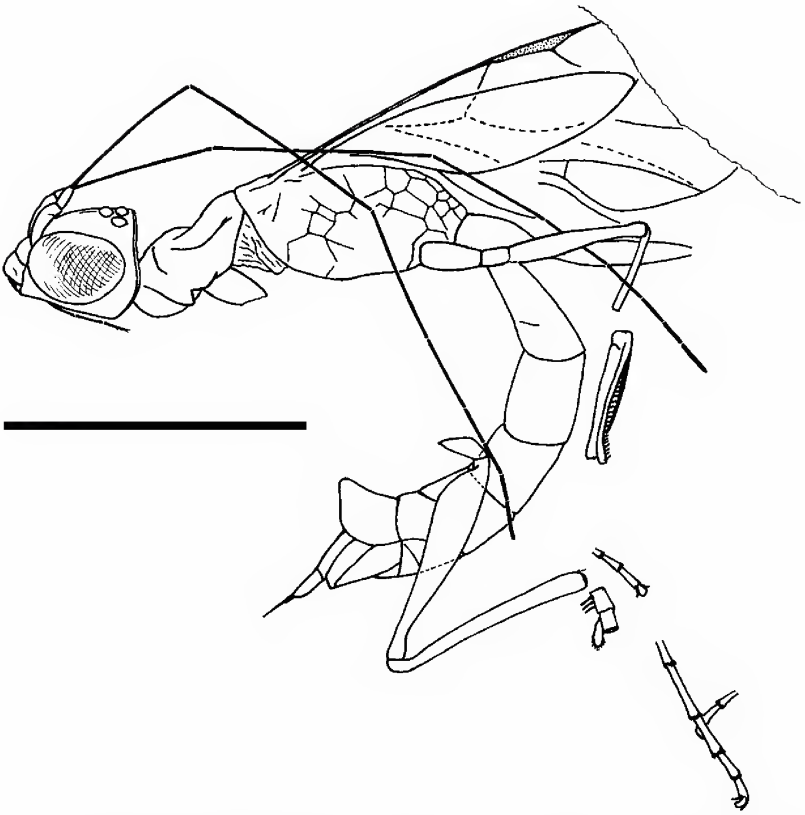


Fig. 23. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen no. SMNS BB-2369. Scale 2 mm.

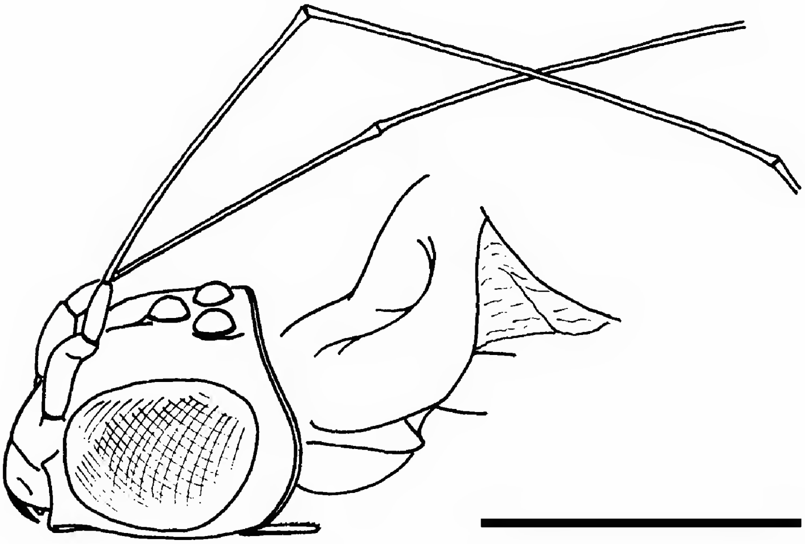


Fig. 24. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen no. SMNS BB-2369, head. Scale 1 mm.

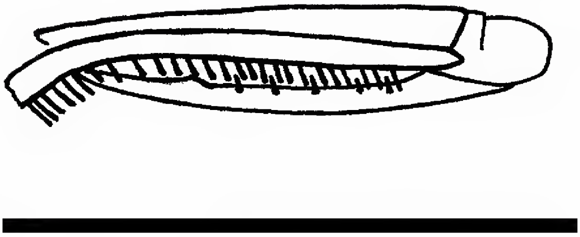


Fig. 25. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen no. SMNS BB-2369, fore tarsal chela. Scale 1 mm.

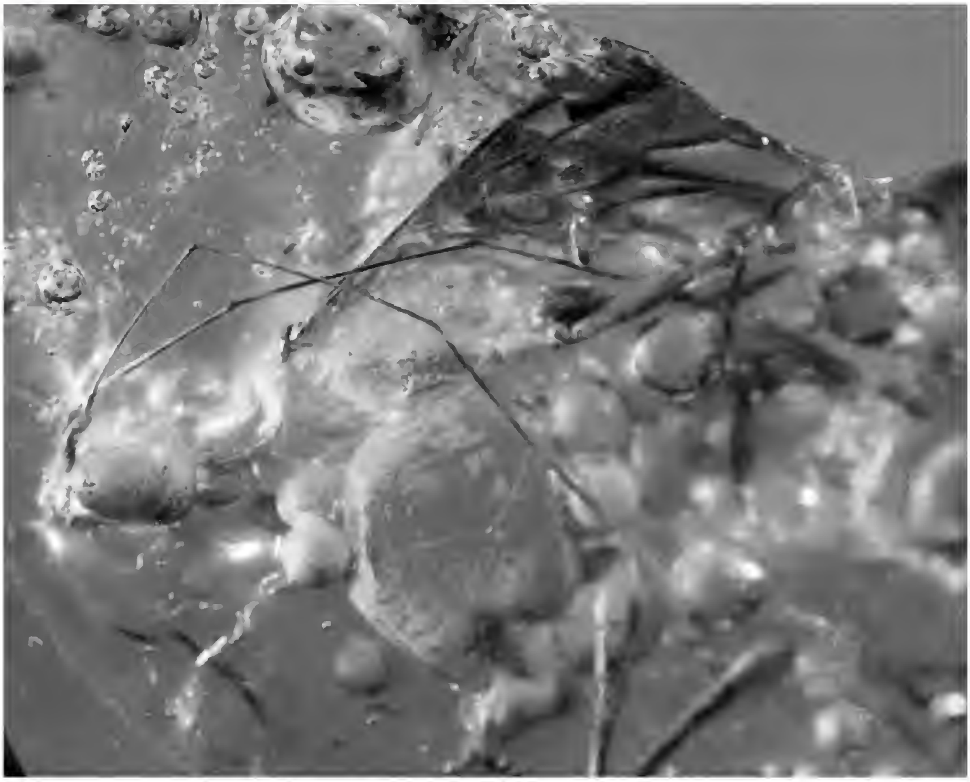


Fig. 26. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen no. SMNS BB-2369. Without scale.

1. The frons is slightly convex (instead of slightly concave); however, the frons is also slightly convex in the *H. filicorne* specimens in coll. Janzen and coll. Laging.

2. The gaster appears to be more slender and longer, so that the antenna seems not to exceed the body in length; however, the gaster of this specimen is broken and incomplete, so that this character state is dubious; we measured the head : antenna ratio, and in the other specimens of *H. filicorne* the antenna is approximately 7 times as long as head, while in this specimen the antenna is approximately 7.33 times as long as head; we believe that this difference is too small to be important.

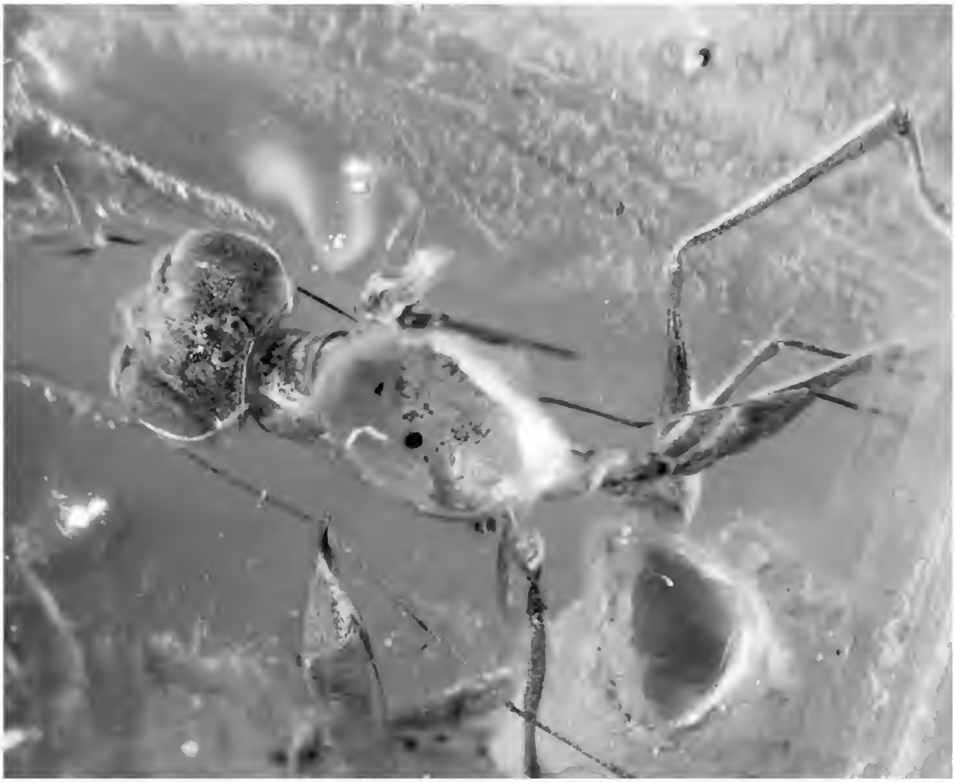


Fig. 27. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen no. SMNS BB-2374. Without scale.

3. The enlarged claw has only five short lamellae (= teeth), but two subapical teeth, as in the other specimens of *H. filicorne*; the number of lamellae of the enlarged claw is 7–8 in the other specimens of *H. filicorne*; however, this difference is not important in Dryinidae, because this number may vary.

Furthermore, the ratio between the antennal segments 4 and 3 is 62:46; this means that the fourth antennal segment is 1.34 times as long as segment 3; in his key to the fossil species of *Thaumatodryinus* (= *Harpactosphecion*), Brues (1933) wrote that in *H. filicorne* the fourth antennal segment is almost one half longer than third, whereas in *H. deletum* and *H. gracile* the fourth antennal segment is as long as third. This also suggests that this specimen, with its 1.34 ratio, indeed is a *H. filicorne*. The few minor differences do not justify the description of a new species for this specimen.

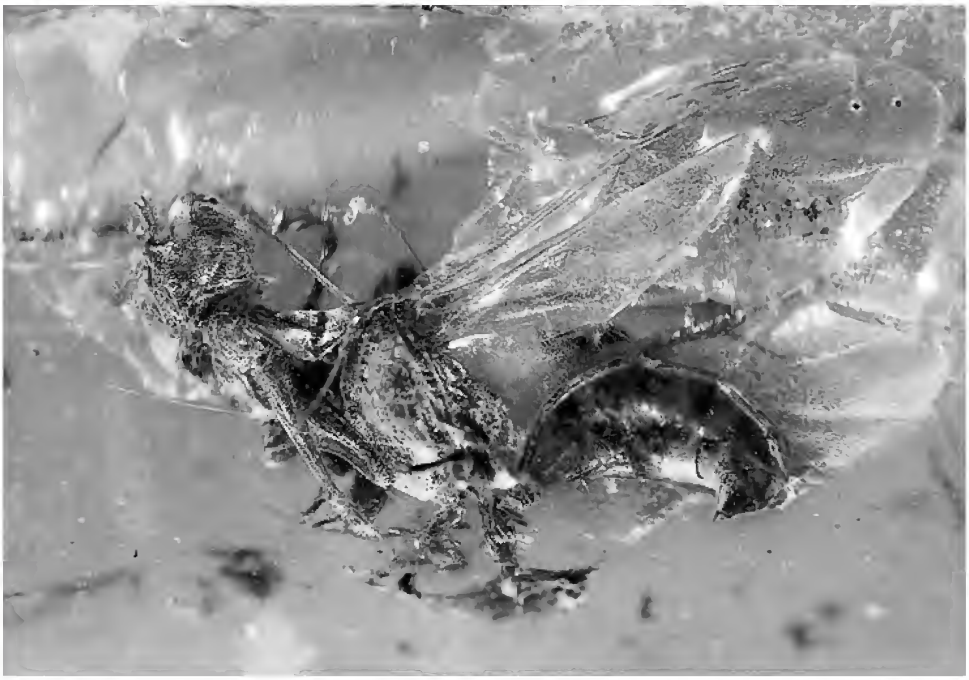


Fig. 28. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Janzen (not the neotype!). Without scale.

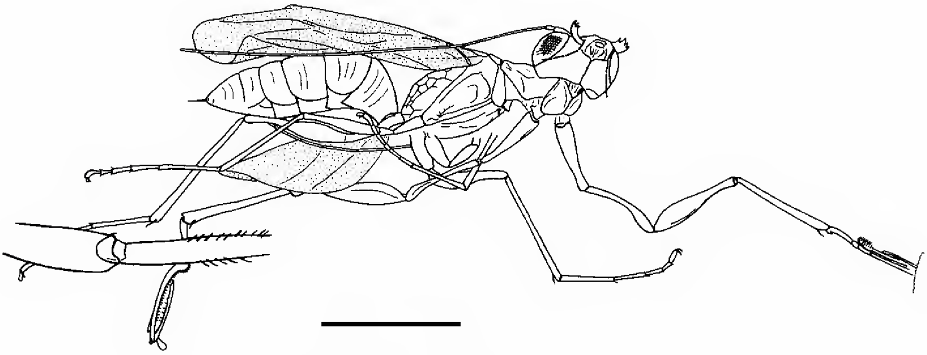


Fig. 29. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Wunderlich. Scale 2 mm.

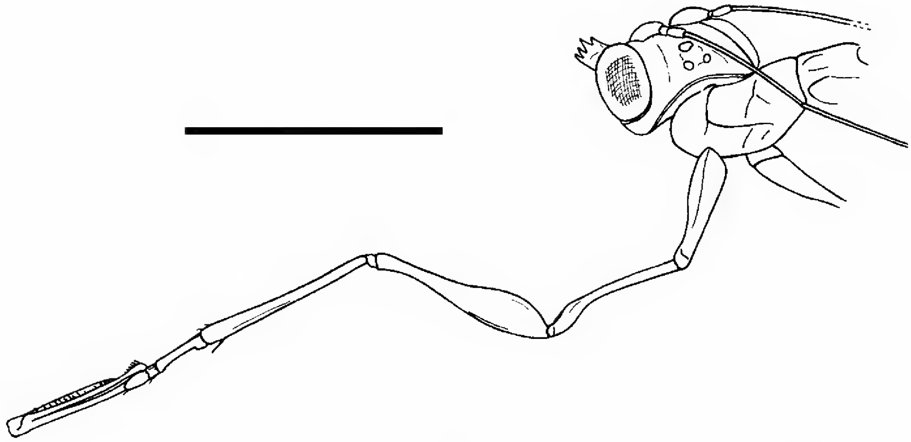


Fig. 30. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Wunderlich, anterior part of body (dorsal view). Scale 2 mm.

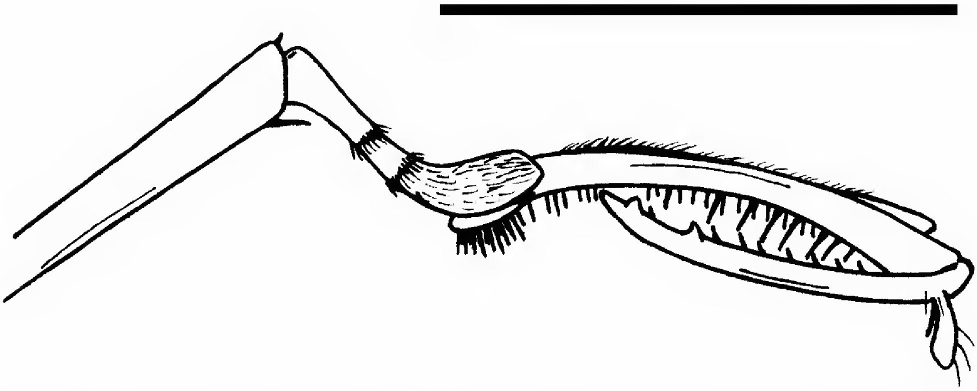


Fig. 31. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Wunderlich, fore tarsal chela. Scale 1 mm.

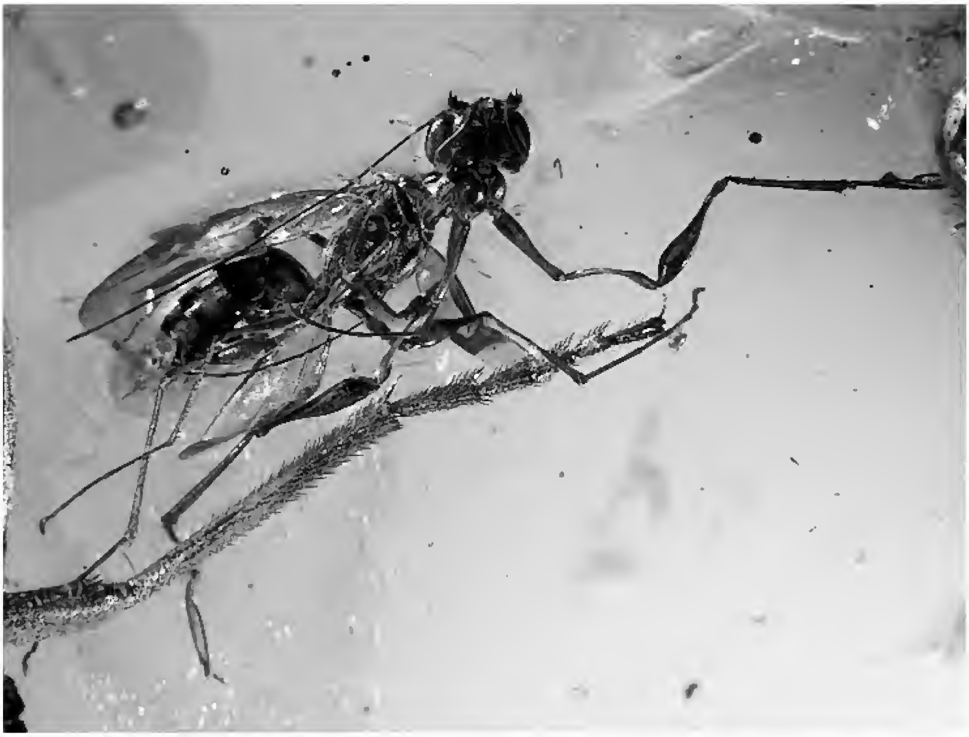


Fig. 32. *Harpactosphecion filicorne* (BRUES, 1923), ♀ specimen without number, coll. WUNDERLICH. Without scale.

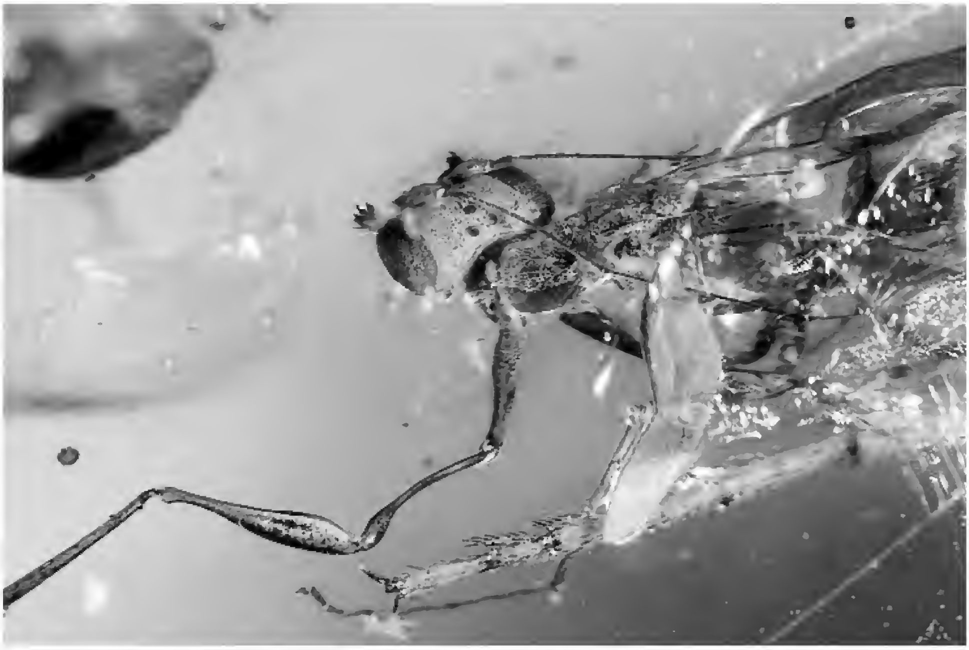


Fig. 33. *Harpactosphecion filicorne* (BRUES, 1923), ♀ specimen without number, coll. WUNDERLICH, head and thorax in dorsal view. Without scale.

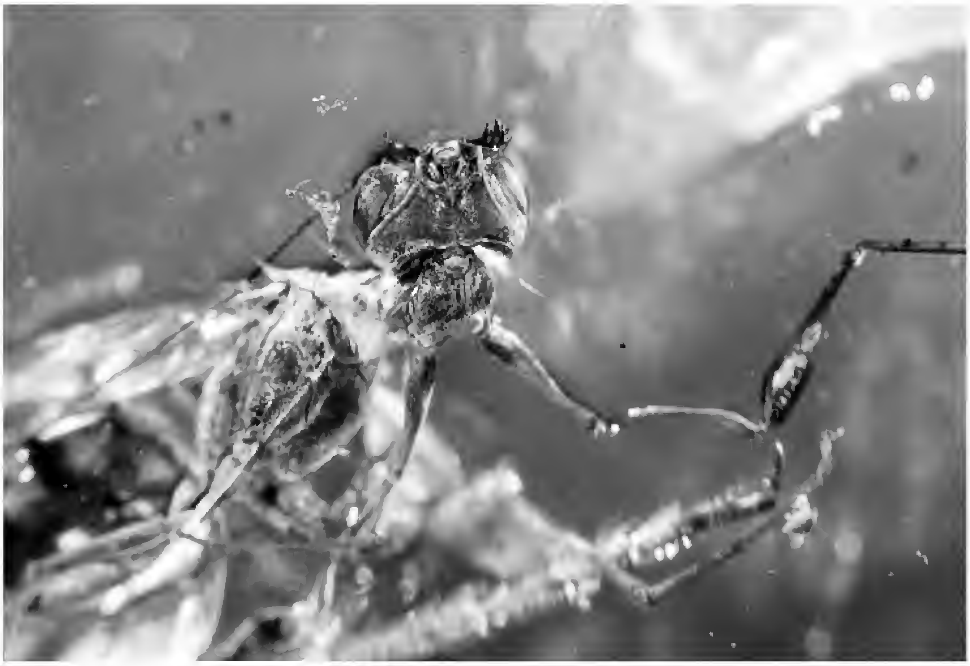


Fig. 34. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Wunderlich, head and thorax in ventral view. Without scale.

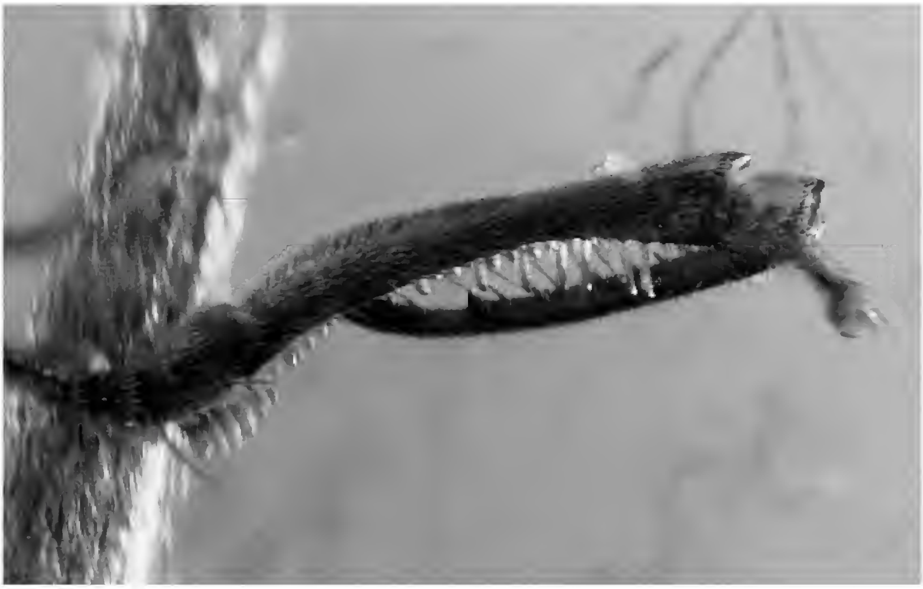


Fig. 35. *Harpactosphecion filicorne* (Brues, 1923), ♀ specimen without number, coll. Wunderlich, fore tarsal chela. Without scale.

Subfamily Palaeoanteoninae n. subf.

Type genus: *Palaeoanteon* Olmi, 1999 [1999b], by present designation. The type species of the type genus is the only known species of this new subfamily.

Diagnosis (female). – Epicnemium absent; fore tarsus chelate; ocelli present; chela without a rudimentary claw; occipital carina complete; tibial spur formula 1, 1, 2; enlarged claw spatulate; fore trochanters long and slender; disc of pronotum swollen.

Systematic position. – The chelate fore tarsus, presence of ocelli, absence of a rudimentary claw, median leg without tibial spurs, occipital carina complete, are all characters of Anteoninae. However, the spatulate enlarged claw is very common among Dryininae and unknown in Anteoninae, so that the genus *Palaeoanteon* can be considered a very interesting transition taxon between these two subfamilies. Furthermore, such long fore trochanters and pterostigmata are present in Dryininae, but not in Anteoninae.

The absence of the epicnemium is a very important plesiomorphic character (the epicnemium is absent in all the most primitive dryinids, including Aphelopinae, Anteoninae and Bocchinae). This character state is present both in females and males. The more evolved dryinids (Dryininae and Gonatopodinae) have a distinct epicnemium in both sexes. This is the most important reason (together with the general aspect of *Palaeoanteon*) for previously attributing *Palaeoanteon* to Anteoninae. Other characters are present only in females and they have to be regarded as apomorphies (enlarged claw spatulate; fore trochanters long and slender; disc of pronotum swollen; absence of the rudimentary claw). The shape of the pterostigma of both sexes is variable in Anteoninae (pterostigma from short and broad, as in *Anteon*, to long and narrow, as in *Deinodryinus*) and constant in Dryininae (pterostigma long and narrow), so that the interpretation of pterostigma of *Palaeoanteon* is difficult. In the here described new specimen of *Palaeoanteon* we also observed that the tibial spur formula is 1, 1, 2, which is very interesting since the hind leg tibial spurs were not distinctly visible in the holotype.

The mosaic character distribution is summarized in the following table (characters of *Palaeoanteon* printed bold):

ANTEONINAE	*DRYININAE*
males and females	
Epicnemium absent	Epicnemium present
Pterostigma short and broad or **long and narrow**	Pterostigma **long and narrow**
only females	
Rudimentary claw absent	Rudimentary claw present
Enlarged claw not spatulate	Enlarged claw **spatulate** or not
Fore trochanters short and broad	**Fore trochanters long and slender**
Disc of pronotum flat	Disc of pronotum **swollen** or excavated
Tibial spur formula 1, 1, 2	Tibial spur formula 1, 1, 1, or **1, 1, 2**

New key to the subfamilies of Dryinidae (females):

1	Fore tarsus not chelate	Aphelopinae
–	Fore tarsus chelate	2
2	Ocelli absent	3
–	Ocelli present	4
3	Prothorax fused with the mesothorax, except for the mobile propectus	Apodryininae
–	Prothorax not fused with the mesothorax	Plesiodryininae
4	Chela without a rudimentary claw	5
–	Chela with a rudimentary claw	7
5	Tibial spur formula 1, 0, 1; occipital carina absent	Transdryininae
–	Tibial spur formula 1, 1, 2; occipital carina complete	6
6	Fore trochanters long and slender; disc of pronotum swollen	Palaeoanteoninae
–	Fore trochanters short and broad; disc of pronotum flat	Anteoninae
7	Tibial spur formula 1, 0, 1 or 1, 0, 2	Gonatopodinae
–	Tibial spur formula 1, 1, 1 or 1, 1, 2	8
8	Fore wing with costal and median cells enclosed by pigmented veins	Conganteoninae
–	Forewing with costal, median and submedian cells enclosed by pigmented veins	9
9	Epicnemium absent	Bocchinae
–	Epicnemium present	Dryininae

Genus *Palaeoanteon* Olmi, 1999 [1999b]

Palaeoanteon janzeni Olmi, 1999 [1999b]

Fig. 36–39

New specimen: Female specimen no. SMNS 2375 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany (ex coll. Andrey Krylov).

Type locality: Baltic.

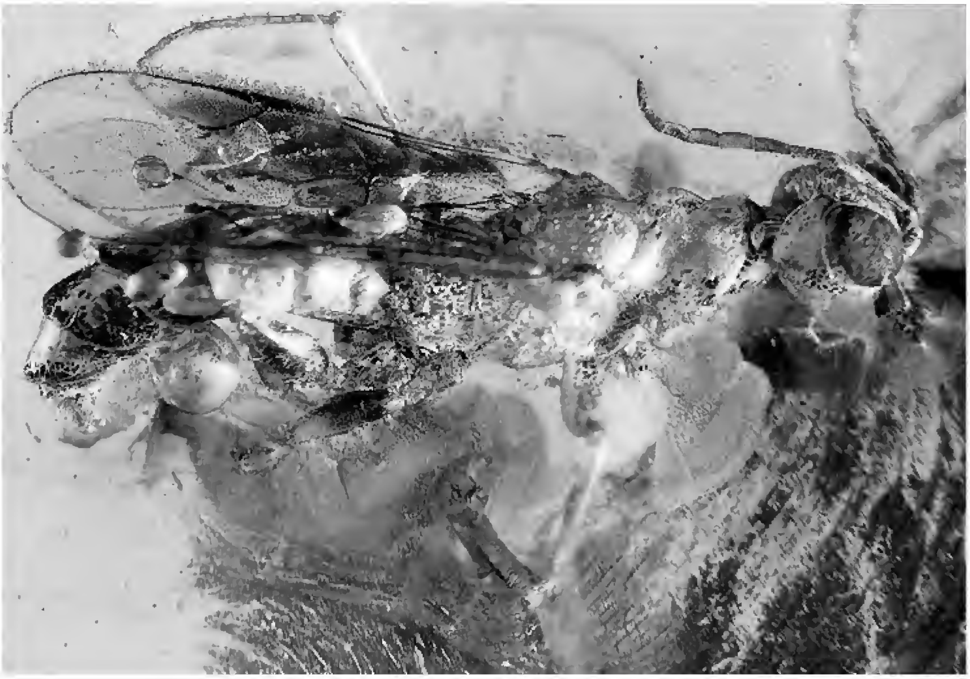


Fig. 36. *Palaeoanteon janzeni* Olmi, 1999, ♀ specimen no. SMNS 2375. Without scale.

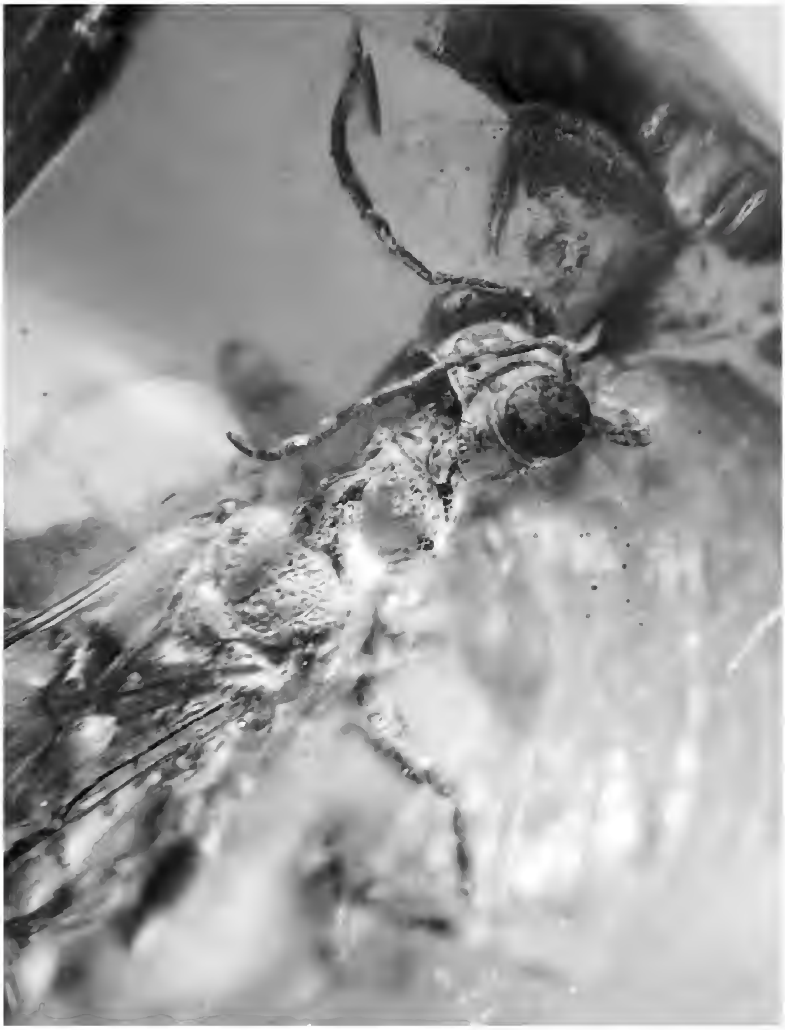


Fig. 37. *Palaeoanteon janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. SMNS 2375, head and thorax. Without scale.

Type horizon: Eocene (40–50 mybp), Baltic amber (Succinite).
Male: unknown.
Hosts: unknown.

Diagnosis (female). – Fully winged; forewing with distal part of stigmal vein much shorter than proximal part; occipital carina complete; enlarged claw spatulate; disc of pronotum swollen; pronotum with a distinct anterior collar and a posterior disc separated by a transverse impression; fore trochanters long and slender. The new specimen also showed that the epicnemium is absent. This important diagnostic character was not visible in the holotype.

Redescription. – Fully winged; length 4.62–6.06 mm (holotype 4.62 mm); colour apparently black, with antennae and legs brown; antennae 10-segmented, short and slender, covered with dense and short hairs, slightly thickened distally;

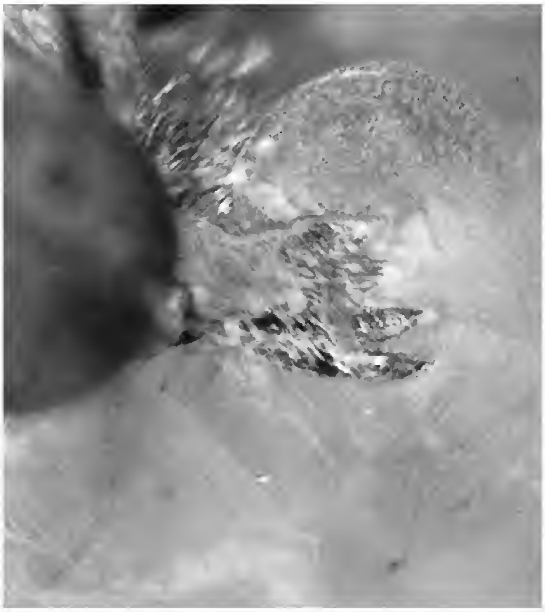


Fig. 38. *Palaeoanteon janzeni* Olmi, 1999, ♀ specimen no. SMNS 2375, right mandible. Without scale.

antennal rhinaria absent; antennal segments in the following proportions: 8:7:19:10:10:9:7:7:6:8; antennae much shorter than body, approximately three times as long as head (length of head dorsally measured from occipital carina behind the ocelli to distal apex of mandibles): 91:30; head slightly convex, shiny and reticulate rugose, apparently hairless; shape of the clypeus not visible; mandibles with 4 teeth progressing larger from anterior one to posterior (this character is distinctly visible in the present new specimen of this species, whereas in the holotype the mandible is not distinctly visible; for this reason in the original description the mandibles seem to have apparently only 3 teeth); occipital carina complete, laterally not reaching the eyes; occiput excavated; eyes normally bulging; POL = 3; OL = 2; OOL = 11; OPL = 2; TL = 2; in the present new larger specimen the temples are much longer than OPL (OPL = 4; TL = 7); frontal line complete; pronotum long, crossed by an anterior strong transverse impression, with a posterior disc, without a posterior collar; pronotum apparently almost glabrous, shiny, punctate, without sculpture among punctures, slightly shorter than head (27:30); posterior disc of pronotum longer than anterior collar (17:10); pronotal tubercles reaching the tegulae; scutum of the holotype dull, apparently glabrous, punctate, without sculpture among punctures, much shorter than pronotum (20:27); in the present new specimen numerous areolae are present near the anterior margin and partly also near the lateral margins; notauli complete, posteriorly separated; minimum distance between the notauli approximately as long as antennal segment 2; scutellum much shorter than scutum (9:20), apparently glabrous, smooth, punctate; metanotum shorter than scutellum (7:9), with sculpture not distinctly visible; propodeum approximately as long as scutum; in the holotype the sculpture of the dorsal and posterior surfaces of the propodeum are not visible, whereas laterally the surface is distinctly rugose; in the present new spec-

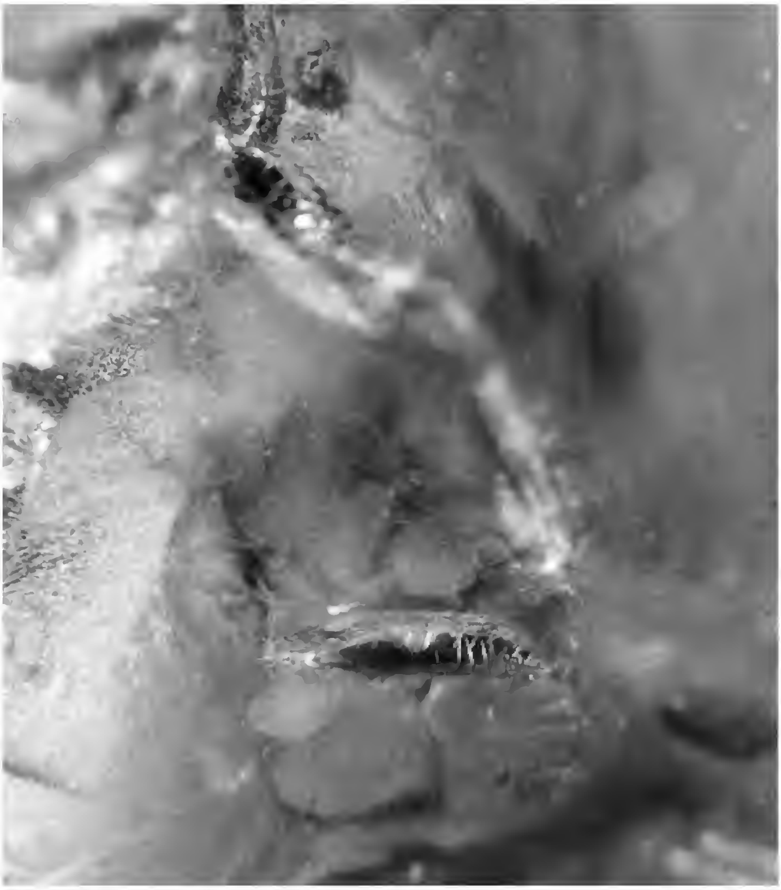


Fig. 39. *Palaeoanteon janzeni* Olmi, 1999, ♀ specimen no. SMNS 2375, fore tarsal chela. Without scale.

imen all the propodeum is distinctly visible, so that it is possible to see that the propodeum is completely reticulate rugose; however, it is not possible to see if in the posterior surface of the propodeum there are longitudinal keels; mesopleura and metapleura dull, rugose; shape of head, scutum, scutellum, metanotum and propodeum similar to Anteoninae; epicnemium absent; forewing apparently completely slightly darkened, and its venation is similar to that of Anteoninae; pterostigma long and narrow, much longer than broad (32:6); shape of pterostigma similar to that of Dryininae; marginal cell open; stigmal vein slightly S-shaped; distal part of stigmal vein much shorter than proximal part (3:11); stigmal vein forming an angle between proximal and distal parts; forewing with the usual three basal cells clearly enclosed by pigmented veins (costal, median and submedian cells); hindwing apparently slightly darkened; hindwing shape similar to Anteoninae; front leg segments in the following proportions: 15 (coxa): 13 (trochanter): 30 (femur): 29 (tibia): 9 (tarsal segment 1): 3 (tarsal segment 2): 7 (tarsal segment 3): 13 (tarsal segment 4): 30 (tarsal segment 5); enlarged claw slightly shorter than tarsal segment 5 (27:30); fore trochanters long and slender, slightly curved, with a long proximal stalk, more than three times as long as broad (13:4); shape of trochanters similar to that of Dryininae; segment 2 and 3 of fore tarsus produced into a hook; rudimentary claw absent; arolium much shorter than enlarged claw (8:27); enlarged claw very spatulate, slightly curved, with inner side partly visible; the chela is closed so that it is not possible to see if there are subapical teeth; however it is possible to see 4 subdistal lamellae; the distal lamellae are not visible; distal apex of enlarged claw not pointed, but broadly spatulate; segment 5 of fore tarsus with numerous lamellae beginning in the proximal third and present without interruption until the distal apex; it is impossible to see if there are one or two rows of lamellae, but the lamellae are at least 6, excluding the distal group; distal apex of segment 5 with a group of numerous lamellae (at least 10); mid leg segments in the following proportions: 9 (coxa): 8 (trochanter): 29 (femur): 27 (tibia): 17 (tarsal segment 1): 7 (tarsal segment 2): 5 (tarsal segment 3): 4,5 (tarsal segment 4): 7 (tarsal segment 5); hind leg segments in the following proportions: 15 (coxa): 6 (trochanter): 40 (femur): 44 (tibia): 21 (tarsal segment 1): 10 (tarsal segment 2): 8,5 (tarsal segment 3): 5 (tarsal segment 4): 10 (tarsal segment 5); petiole shape and length similar to Anteoninae; maxillary palps with 6 segments; labial palps with 3 segments; shape, length and breadth of wings similar to Anteoninae; shape and morphology of the body similar to Anteoninae; tibial spur formula 1, 1, 2.

3. Acknowledgements

We are most grateful to Dr G. Poinar Jr. (Corvallis), Mr J.-W. Janzen (Seevetal), Mr H.W. Hoffeins (Hamburg), Mr C. Gröhn (Glinde), and Mr J. Wunderlich (Straubenhardt) for the loan of dryinid material in Baltic amber, and to Mr R. Münch, Dr. U. Lauxmann, and Dr. C. Stier (all SMNS, Stuttgart) as well as to Mr J. v. Holt (Hamburg) for the donation of two new specimens of *Harpactosphecion filicorne* for the amber collection of SMNS. We are obliged to Prof. Dr H.-U. Pfretzschner (Tübingen) for the donation of the holotype of *D. reifi* n. sp. and photocopies of literature. We are indebted to Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

4. References

Ander, K. (1942): Die Insektenfauna des Baltischen Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. – Lunds Univ. Årsskrift, N.F., (2) **38**/4: 3–82; Lund.

Bachofen-Echt, A. (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. 204 pp.; Wien (Springer). – [Reprint 1996; Straubenhardt (J. Wunderlich Verlag)]

Brues, C. T. (1910): Some notes on the geological history of the parasitic Hymenoptera. – J. N.Y. ent. Soc., **18**: 1–22; New York.

– (1923): Some new fossil parasitic Hymenoptera from Baltic amber. – Proc. Amer. Acad. Arts Sci., **58**/8: 327–346; Boston.

– (1933): Progressive change in the insect population of forests since the early Tertiary. – Amer. Naturalist, **67**: 385–406; Salem. – [1933a]

– (1933): The parasitic Hymenoptera of the Baltic amber, Part I. – Bernstein-Forschungen, **3**: 4–178, pls 1–13; Berlin & Leipzig. – [1933b]

Burnham, L. (1978): Survey of social insects in the fossil record. – Psyche, **85**/1: 85–133; Cambridge, Mass.

Carpenter, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: Moore, R.C. & Kaesler, R.L. (eds): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, **3–4**: xxii + 655 pp.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

Currado, I. & Olmi, M. (1983): Primo reperto di Driinide fossile in ambra della Repubblica Dominicana (Hymenoptera, Dryinidae). – Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, 1/2: 329–334; Torino.

Darling, D. C. & Sharkey, M. (1990): Order Hymenoptera. Chapter 7 – *In*: Grimaldi, D.

A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 123–153; New York.

Goulet, H. & Huber, J. T. (1993): Hymenoptera of the world: An identification guide to families. vii + 668 pp.; Ottawa (Agriculture Canada).

Handlirsch, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. ix + 1430 pp., 51 pls; Leipzig (Engelmann).

– (1925): Palaeontologie. – *In*: Schröder, C. (ed.): Handbuch der Entomologie, **3**: 117–306; Jena (Fischer).

Haupt, H. (1944): Zur Kenntnis der Dryinidae III. (Hymenoptera – Sphecoidea). Über eine Bernstein-Dryinidae. – Stett. ent. Z., **105**: 90–94; Stettin.

Hurd, P. D., Jr., Smith, R. F. & Durham, J. W. (1962): The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. – Ciencia, **21**: 107–118; Mexico.

Keilbach, R. (1982): Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. – Deutsche entomologische Zeitschrift, N.F., **29**/1–3: 129–286; **29**/4–5: 301–391; Berlin.

Kieffer, J. J. (1914): Hymenoptera, Bethylidae. – Das Tierreich., Vol. **41**: 1–595; Berlin.

Königsmann, E. (1978): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). – Deutsche entomologische Zeitschrift, N.F., **25**/4–5: 365–435; Berlin.

Krombein, K. V. (1952): Preliminary annotated list of the wasps of Westmoreland State Park, Virginia, with notes on the genus *Thaumatodryinus* (Hymenoptera: Aculeata). – Trans. Amer. ent. Soc., **78**: 89–100; Philadelphia.

Larsson, S. G. (1978): Baltic amber – a palaeobiological study. – Entomonograph, **1**: 192 pp.; Klampenborg (Scand. Sci. Press).

Naumann, I. D. (1991): Hymenoptera (wasps, bees, ants, sawflies). – *In*: Naumann, I. D. (ed.): The insects of Australia, a textbook for students and research workers (2nd ed.). Vol. **2**: 916–1000; Melbourne (Melbourne University Press).

Olmi, M. (1984): A revision of the Dryinidae (Hymenoptera). – Mem. Amer. ent. Inst., **37**/1–2: xxxi + 1913 pp.; Ann Arbor.

– (1987): New species of Dryinidae, with description of a new subfamily from Florida and a new species from Dominica amber (Hymenoptera, Chrysidoidea). – Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, **5**/1: 211–238; Turin.

– (1989): Supplement to the revision of the world Dryinidae (Hymenoptera Chrysidoidea). – Frustula Entomologica, N.S., **12**/25: 109–395; Pisa.

– (1994): The Dryinidae and Embolemidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavica, **30**: 100 pp.; Leiden (E.J. Brill).

– (1995): Dryinids and embolemids in amber (Hymenoptera Dryinidae et Embolemidae). – Redia, **78**/2: 253–271; Firenze.

– (1998): New Oriental and Neotropic Dryinidae (Hymenoptera Chrysidoidea). – Frustula Entomologica, N.S., **20**/33: 152–167; Pisa. – [1998a]

– (1998): New Embolemidae and Dryinidae (Hymenoptera Chrysidoidea). – Frustula Entomologica, N.S., **20**/33: 30–118; Pisa. – [1998b]

– (1999): Hymenoptera Dryinidae – Embolemidae. – Fauna d'Italia, **37**: 425 pp.; Bologna. – [1999a]

– (1999): New fossil Dryinidae from Baltic and Lebanese amber (Hymenoptera Chrysidoidea). – Frustula Entomologica, N.S., **21**/34: 48–67; Pisa. – [1999b]

Poinar, G. O. (1992): Life in Amber. xiii + 350 pp.; Stanford (Stanford Univ. Press).

– (1999): The Amber Forest. xviii + 239 pp.; Princeton (Princeton Univ. Press).

Ponomarenko, N. G. (1975): Novy rod pereponchatokrylykh iz baltiyskogo yantarya. – Paleontologicheskiy Zhurnal, **1975**/1: 126–128; Moskva. – [In Russian; see English translation: Ponomarenko, 1975b] [1975a]

– (1975): A new Hymenopteran species from Baltic amber. – Paleont. J., **9**/1: 124–127; Washington. – [1975b]

– (1975): Semeystvo Dryinidae. – *In*: Rasnitsyn, A.P. (ed.): Vyssie Pereponchatokrylye mezozoya. [Hymenoptera Aprocrita of the Mesozoic] – Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR, **147**: 104–105; Moskva. – [In Russian] [1975c]

– (1981): Novye Pereponchatokrylye nasekomye semeystva Dryinidae iz pozdnego mela Tajmyra i Kanady. – Paleontologicheskiy Zhurnal, **1981/1**: 139–143; Moskva. – [In Russian; see English translation: PONOMARENKO, 1981b] [1981a]

– (1981): New Dryinidae (Hymenoptera) from the Late Cretaceous of the Taymyr and Canada. – Paleont. J., **15/1**: 115–120; Washington. – [1981b]

– (1988): Pervaya nakhodka samtsa driinid (Insecta) iz Baltiyskogo yantarya. – Paleontologicheskiy Zhurnal, **1988/4**: 107–108; Moskva. – [In Russian; see English translation: PONOMARENKO, 1988b] [1988a]

– (1988): The first discovery of a male dryinid (Insecta) from Baltic amber. – Paleont. J., **22/4**: 105–107; Washington. – [1988b]

RASNITSYN, A. P. (ed.) (1975): Vyssie Pereponchatokrylye mezozoya. [Hymenoptera Aprocrita of the Mesozoic] – Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR, **147**: 1–134; Moskva. – [In Russian]

– (1980): Proizkhozhdeniye i evolyutsiya pereponchatokrylykh nasekomykh [Origin and evolution of Hymenoptera]. – Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR, **174**: 1–192; Moskva. – [In Russian]

– (1996): New early Cretaceous Embolemidae (Vespida = Hymenoptera: Chrysidoidea). – Memoirs of the Entomological Society of Washington, **17**: 183–187; Washington.

RICHARDS, O. W. (1937): The generic names of British Hymenoptera Aculeata. – *In*: The generic names of British insects. – Roy. ent. Soc., **5**: 81–149; London.

– (1953): The classification of the Dryinidae (Hym.), with descriptions of new species. – Trans. ent. Soc., **104/4**: 51–70; London.

ROHDENDORF, B. B. (ed.) (1991): Fundamentals of Paleontology **9**: Arthropoda, Tracheata, Chelicerata. xxxi + 894 pp.; New Dehli (Amerind Publ.). – [Translation from the Russian original edition 1962: Osnovy Paleontologii **9**: Chlenistonogie, Trakheinye i Khelitserovye]

SCHLÜTER, T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. – Berliner geowiss. Abh. (A), **9**: 1–150; Berlin.

SPAHR, U. (1987): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. KEILBACHS Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Hymenoptera. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **127**: 121 pp.; Stuttgart.

WEITSCHAT, W. & WICHARD, W. (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. 256 pp.; München (Pfeil).

ZHERIKHIN, V. V. (1978): Razvitie i smena melovykh i kaynozoyskikh faunisticheskikh kompleksov. (Trakhejnye i Chelicerovye). – Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR, **147**: 1–198; Moskva. – [In Russian]

Addresses of the Authors:

Dr M. Olmi, Università degli Studi della Tuscia, Dipartimento di Protezione delle Piante, Via. S. Camillo de Lellis, I-01100 Viterbo, Italy
E-mail: olmi@unitus.it
Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de

Appendix

Catalogue of fossil Dryinidae in amber

Subfamily Aphelopinae

Aphelopus? palaeophoenicius OLMI, 1999

* 1999b *Aphelopus palaeophoenicius* OLMI, pp. 49–52, figs. 1, 4.

Holotype: Female specimen no. OR 194–21 in coll. GEORGE POINAR Jr. (ex Milki collection), Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Lower Cretaceous amber from Lebanon (120–136 mybp).

Comment: It is interesting that this oldest known fossil dryinid also belongs to the most "primitive" subfamily. It was tentatively placed in the extant genus *Aphelopus* by OLMI (1999b).

Aphelopus poinari OLMI, 1998

* 1998a *Aphelopus poinari* OLMI, pp. 153–154, fig. 1.
1999b *Aphelopus poinari.* – OLMI, p. 66.

Holotype: Female specimen no. H-10–122 coll. GEORGE POINAR Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp), "La Toca" or "Palo Alto" mine.

Subfamily Anteoninae

Deinodryinus areolatus (PONOMARENKO, 1975)

* 1975a *Electrodryinus areolatus* PONOMARENKO, pp. 126–128, figs 1–2.
1975b *Electrodryinus areolatus.* – PONOMARENKO, pp. 124–127, figs 1–2.
1984 *Deinodryinus areolatus.* – OLMI, pp. 119, 121–123, 1830, fig. 71.
1987 *Electrodryinus areolatus.* – SPAHR, p. 38.
1992 *Electrodryinus areolatus.* – CARPENTER, p. 488.
1995 *Deinodryinus areolatus.* – OLMI, p. 268.
1999b *Deinodryinus areolatus.* – OLMI, p. 65.

Holotype: Female specimen no. PIN 964/60 at Palaeontological Institute, Moscow, Russia.

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This species was transferred to the extant genus *Deinodryinus* by OLMI (1984) who's re-examination of the holotype showed several errors and imprecisions in the original description, e.g. a rudimentary claw is absent, contrary to the figure by PONOMARENKO (1975). It is the only record of *Deinodryinus* for the Palaearctic region.

Janzenia baltica OLMI, 1999

* 1999b *Janzenia baltica* OLMI, pp. 52–54, figs 2–3.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) in coll. JENS-WILHELM JANZEN, Seevetal, Germany (also figured on the world wide web at http://home.t-online.de/home/jjanzen/sdryi.htm).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Subfamily Bocchinae

Bocchus vetustus OLMI, 1989

* 1989 *Bocchus vetustus* OLMI, pp. 243–244, figs 31 D, 31 E.
1995 *Bocchus vetustus.* – OLMI, p. 268.
1999b *Bocchus vetustus.* – OLMI, p. 65.

Holoype: Female specimen no. CAS 16718 at the California Academy of Sciences, San Francisco, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp), "El Valle" amber mine.

Subfamily Palaeoanteoninae n. subf.

Palaeoanteon janzeni OLMI, 1999

* 1999b *Palaeoanteon janzeni* OLMI, pp. 54–56, figs 5–8, 18.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the con-

cerning holotype) in coll. JENS-WILHELM JANZEN, Seevetal, Germany (also figured on the world wide web at http://home.t-online.de/home/jjanzen/sdryi.htm).
Further material: A single female specimen (described above) no. SMNS 2375 in the amber collection of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany (ex coll. ANDREY KRYLOV).
Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).
Comment: This taxon is attributed to a new separate subfamily in the present publication, because it has retained plesiomorphic similarities with Anteoninae, but also shows distinct apomorphic similarities with Dryininae. Its "intermediate" status was already mentioned by OLMI (1999b).

Subfamily Gonatopodinae

Neodryinus? somniatus BRUES, 1933 nomen dubium
* 1933b *Neodryinus? somniatus* BRUES, pp. 152, 170.
1944 *Neodryinus somniatus*. – HAUPT, p. 93.
1953 *Neodryinus somniatus*. – RICHARDS, p. 69.
1975a *Neodryinus somniatus*. – PONOMARENKO, p. 126.
1975b *Neodryinus somniatus*. – PONOMARENKO, p. 124.
1982 *Neodryinus somniatus*. – KEILBACH, p. 271.
1984 *Neodryinus somniatus*. – OLMI, pp. 1825, 1830 (as nomen dubium).
1987 *Neodryinus somniatus*. – SPAHR, p. 39.
1995 *Neodryinus somniatus*. – OLMI, p. 268.
1999b *Neodryinus somniatus*. – OLMI, p. 65.
Holotype: The female holotype specimen without number was in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and has to be regarded as lost according to OLMI (1984).
Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).
Comment: According to RICHARDS (1953) the structure of the prothorax does not permit an attribution of this species to the extant genus *Neodryinus*, and even the attribution to Gonatopodinae is very doubtful as well. Since the type is lost and the original description is insufficient, this species was considered a nomen dubium by OLMI (1984).

Subfamily Dryininae (incl. Thaumatodryininae)

Cretodryinus zherichini PONOMARENKO, 1975
* 1975c *Cretodryinus zherichini* PONOMARENKO, pp. 104–105, fig. 120.
1978 *Cretodryinus zherichini*. – BURNHAM, p. 95.
1978 *Cretodryinus zherichini*. – KÖNIGSMANN, p. 373, figs 4/t1 and 13/t1.
1978 *Cretodryinus zherichini*. – SCHLÜTER, p. 129.
1978 *Cretodryinus zherichini*. – ZHERICHIN, p. 86.
1982 *Cretodryinus zherichini*. – KEILBACH, p. 271.
1984 *Cretodryinus zherichini*. – OLMI, pp. 1046–1047, 1830.
1987 *Cretodryinus zherichini*. – SPAHR, p. 38.
1992 *Cretodryinus zherichini*. – CARPENTER, p. 488.
1992 *Cretodryinus zherichini*. – POINAR, p. 201.
1995 *Cretodryinus zherichini*. – OLMI, p. 267.
1999b *Cretodryinus zherichini*. – OLMI, p. 65.
Holotype: Female specimen no. PIN 3130/112 at Palaeontological Institute, Moscow, Russia.
Locality and age: Upper Cretaceous amber from Taymyr in Siberia (78–115 mybp, probably about 80 mybp).

Dryinus balticus (OLMI, 1984)
* 1984 *Alphadryinus balticus* OLMI, pp. 978–980, 1830, fig. 665.
1995 *Dryinus balticus*. – OLMI, p. 268.
1999b *Dryinus balticus*. – OLMI, p. 65.
Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) at Museum of Zoology of the University, Copenhagen, Denmark.
Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp), apparently from the German coast, since indicated as "German amber".

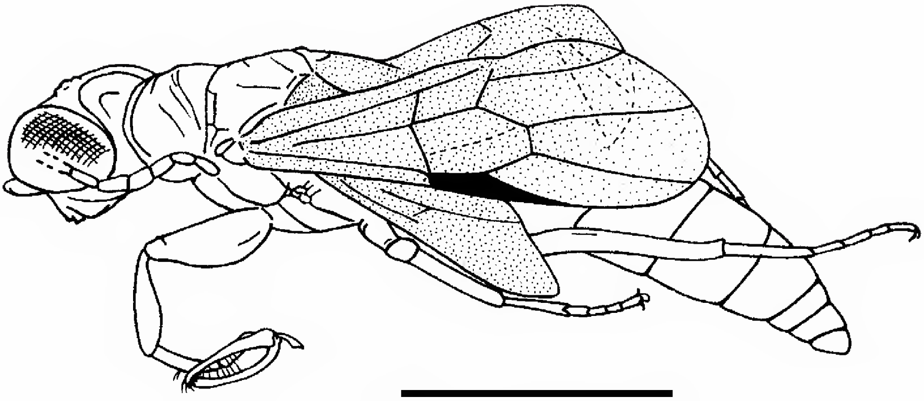


Fig. 40. *Dryinus bruesi* (Olmi, 1984), ♀ specimen no. SMNS BB-2371. Scale 2 mm.

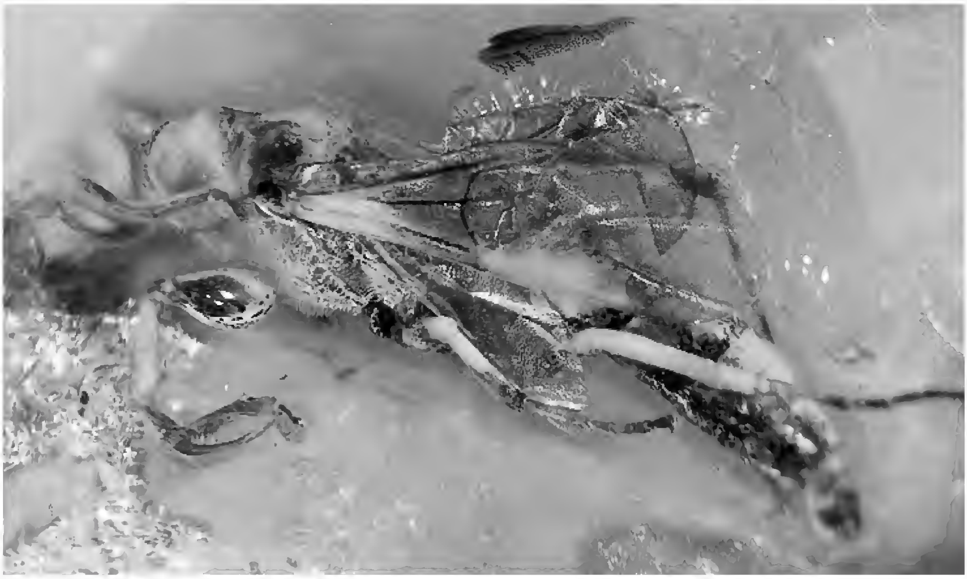


Fig. 41. *Dryinus bruesi* (Olmi, 1984), ♀ specimen no. SMNS BB-2371. Without scale.

Dryinus bruesi (Olmi, 1984)
* 1984 *Alphadryinus bruesi* Olmi, pp. 975–978, 1830, fig. 664.
1995 *Dryinus bruesi.* – Olmi, p. 268.
1999b *Dryinus bruesi.* – Olmi, p. 65.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) at Museum of Zoology of the University, Copenhagen, Denmark.

Further material: Female specimen no. SMNS BB-2371 at the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany (see Figs 40–42).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp), apparently from the German coast, since indicated as "German amber".

Comment: After a comparison of the new specimen at SMNS with the holotype of *Dryinus bruesi*, we came to the conclusion that it belongs to the same species.

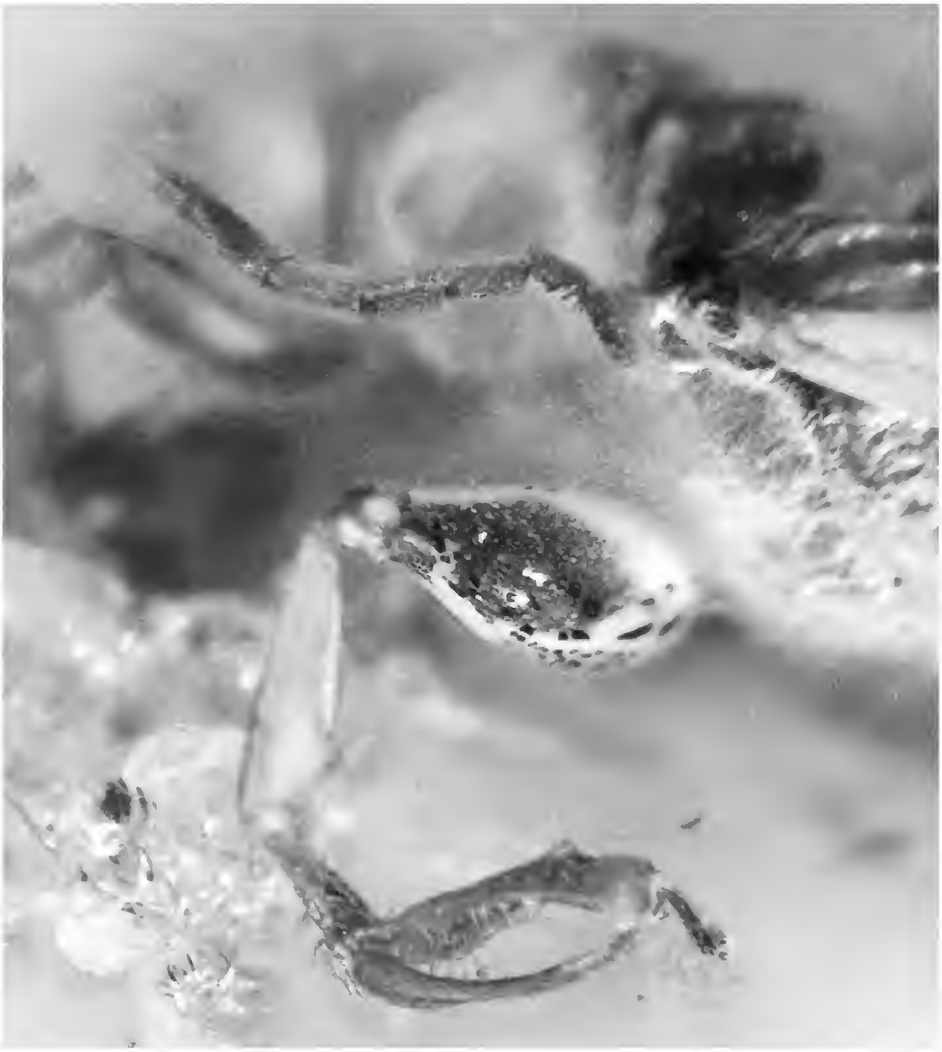


Fig. 42. *Dryinus bruesi* (Olmi, 1984), ♀ specimen no. SMNS BB-2371, fore tarsal chela. Without scale.

Dryinus canadensis (Ponomarenko, 1981)
* 1981a *Avodryinus canadensis* Ponomarenko, p. 143.
1981b *Avodryinus canadensis*. – Ponomarenko, p. 119, fig. 2.
1984 *Richardsidryinus canadensis*. – Olmi, pp. 907, 930–931, 1830.
1987 *Avodryinus canadensis*. – Spahr, p. 38.
1992 *Avodryinus canadensis*. – Carpenter, p. 488.
1992 *Avodryinus canadensis*. – Poinar, p. 201.
1995 *Dryinus canadensis*. – Olmi, p. 268.
1999b *Dryinus canadensis*. – Olmi, p. 65.

Holotype: Female specimen no. 1130 in the Canadian National Collection at Ottawa, Canada.

Locality and age: Upper Cretaceous (Campanian) amber (retinite) from Medicine Hat, Alberta, Canada (70–75 mybp).

Comment: OLMI (1984) redescribed the holotype and synonymized the fossil genus *Avodryinus* with the extant genus *Richardsidryinus*.

Dryinus grimaldii OLMI, 1995

* 1995 *Dryinus grimaldii* OLMI, pp. 254–255, fig. I-1.

1999b *Dryinus grimaldii*. – OLMI, p. 65.

Holotype: Female specimen no. DR-10–1426 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Paratype: Female specimen no. DR-10–1423 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Further material: The female specimen figured by POINAR (1999: fig. 139) also belongs to this species. It has no. H-10–100 in coll. GEORGE POINAR Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinus hymenaeaphilus OLMI, 1995

* 1995 *Dryinus hymenaeaphilus* OLMI, pp. 255–258, fig. I-2.

1999b *Dryinus hymenaeaphilus*. – OLMI, p. 65.

Holotype: Female specimen no. DR-10–1425 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

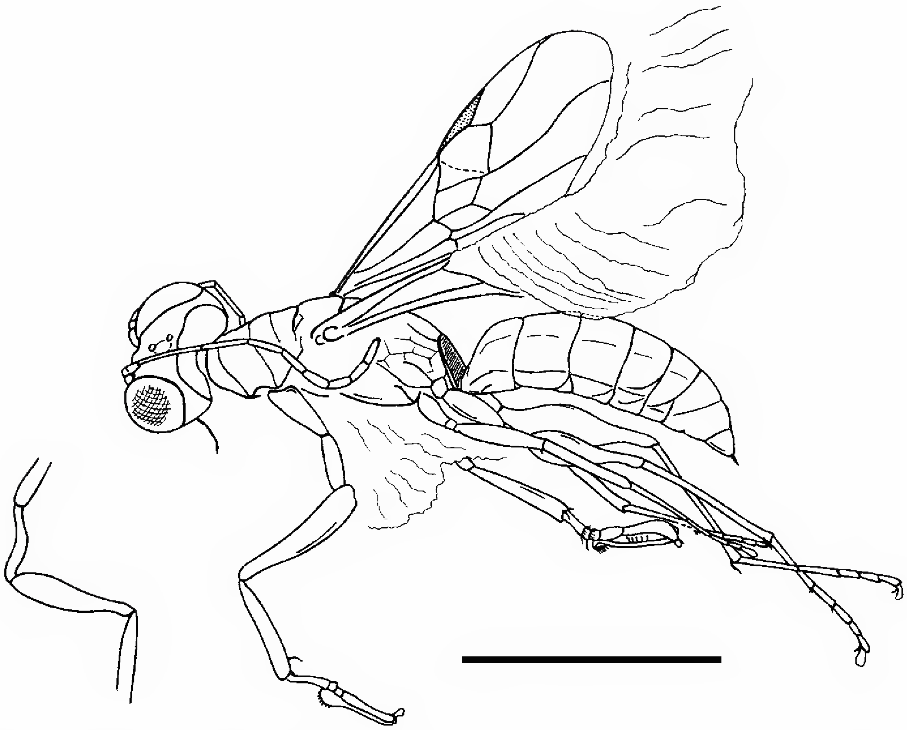


Fig. 43. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS, the left fore leg is also shown in interior aspect because it is optically distorted from the outer side. Scale 2 mm.

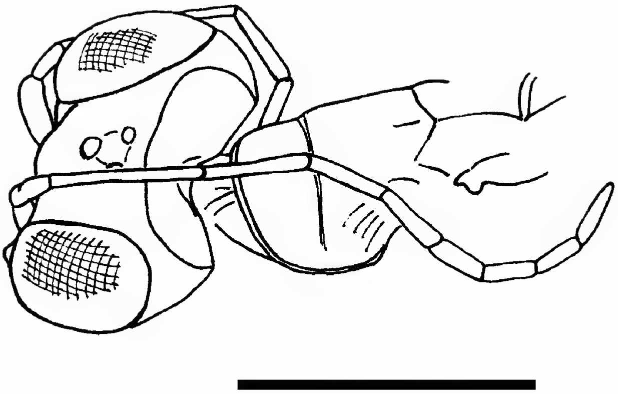


Fig. 44. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS, head. Scale 1 mm.

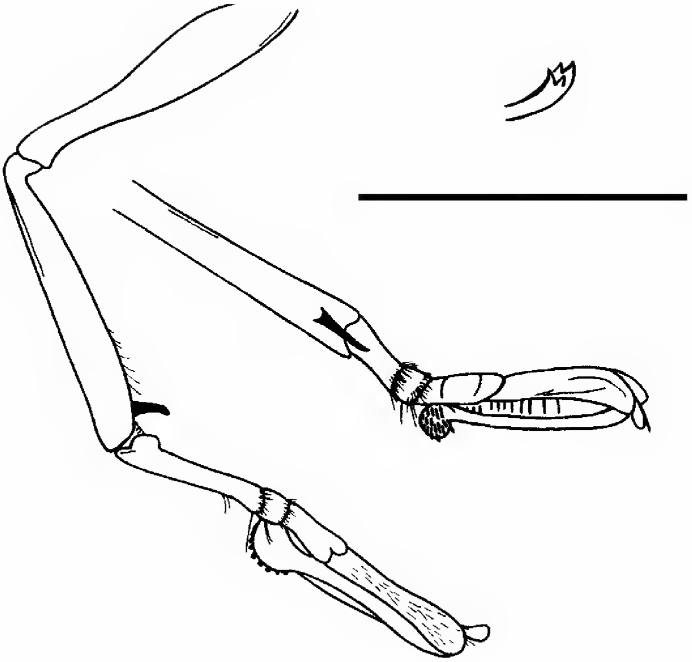


Fig. 45. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS, fore tarsal chela (inner and outer side) and mandible. Scale 1 mm.

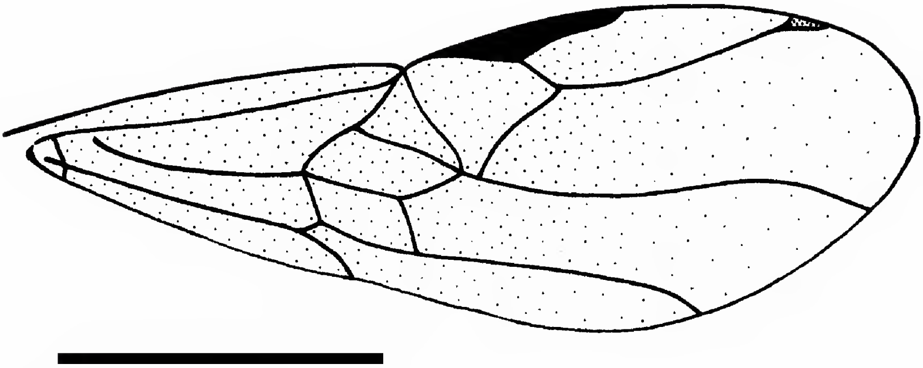


Fig. 46. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS, right forewing. Scale 1 mm.

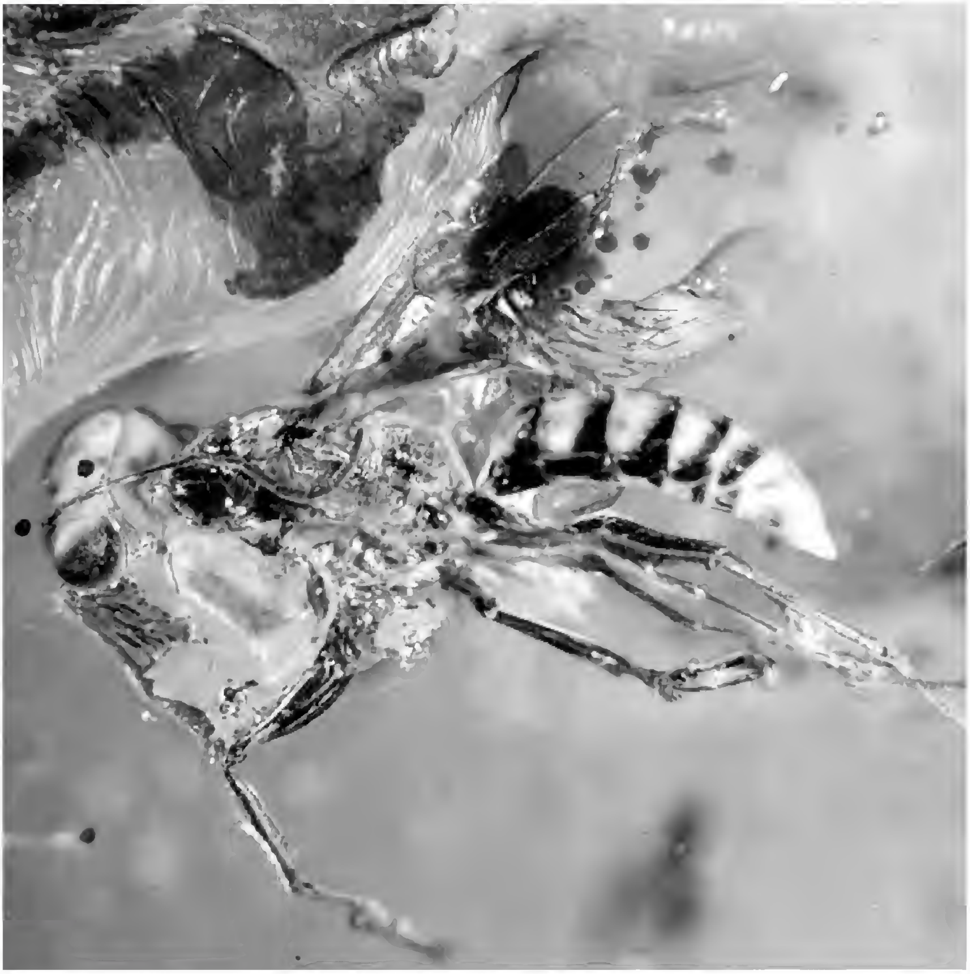


Fig. 47. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS. Without scale.

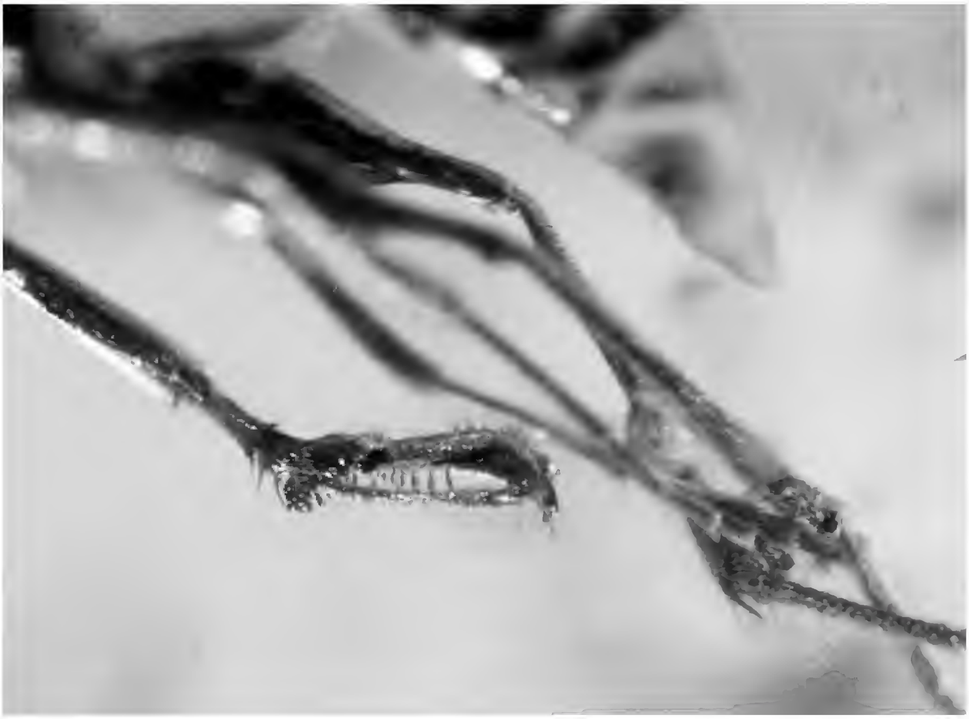


Fig. 48. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 1138–1, coll. HOFFEINS, fore tarsal chela. Without scale.

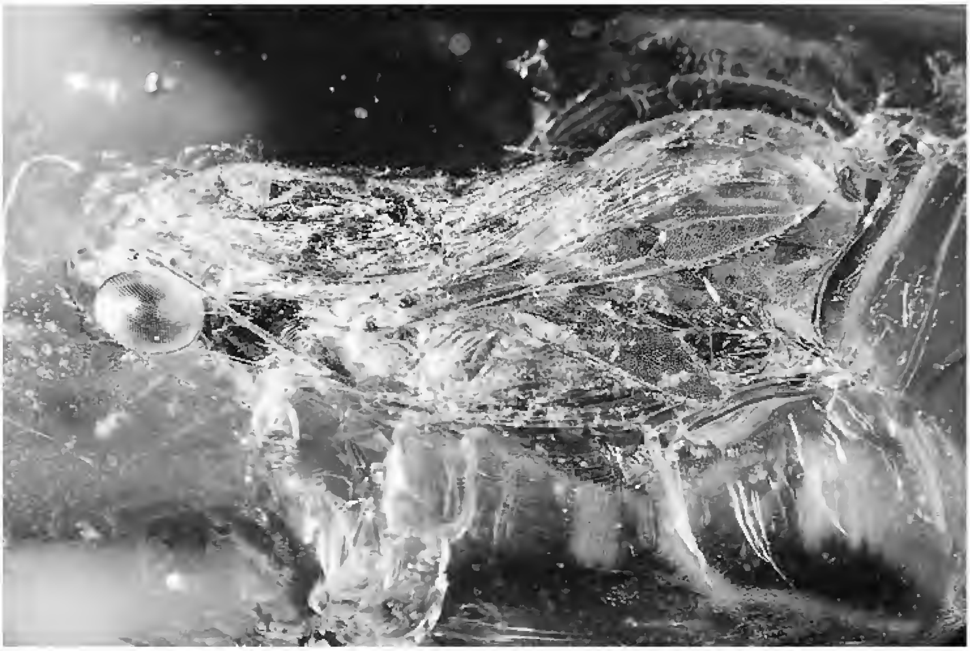


Fig. 49. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 3010, coll. GRÖHN. Without scale.

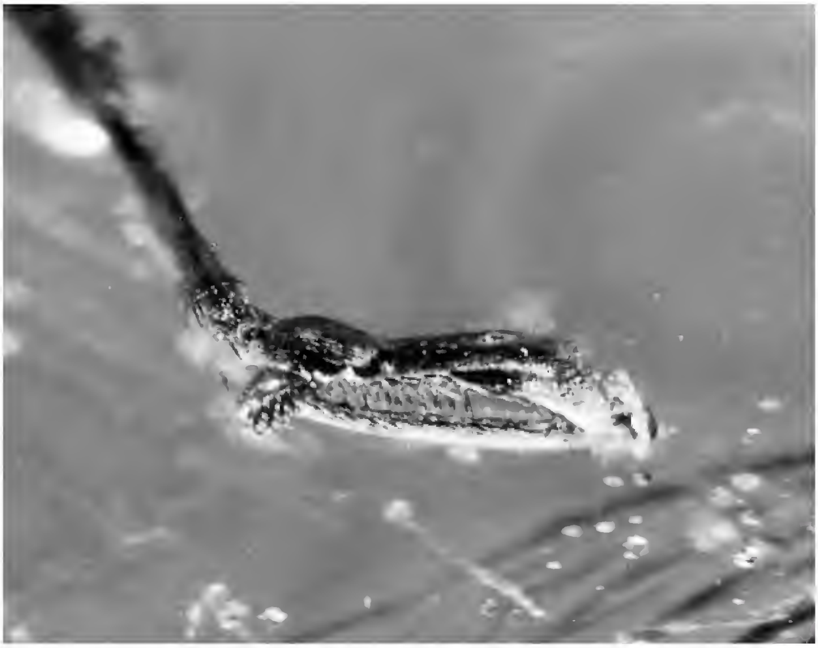


Fig. 50. *Dryinus janzeni* OLMI, 1999, ♀ specimen no. 3010, coll. GRÖHN, fore tarsal chela. Without scale.

Dryinus janzeni OLMI, 1999

* 1999b *Dryinus janzeni* OLMI, pp. 59–61, figs 11, 13–14.

Holotype: Female specimen in coll. JENS-WILHELM JANZEN, Seevetal, Germany (also figured on the world wide web at http://home.t-online.de/home/jjanzen/sdryi.htm).

Further material: Female specimen no. 1138-1 (see Figs 43–48) in coll. HANS WERNER HOFFEINS, Hamburg, Germany (declared in will to be donated to the Entomological Institute in Eberswalde, Germany); female specimen no. 3010 in coll. CARSTEN GRÖHN, Glinde, Germany (Figs 49–50).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Dryinus mortuorum (BRUES, 1933)

* 1933b *Lestodryinus mortuorum* BRUES, pp. 149–150, 170, pl. 13, fig. 80.
1944 *Lestodryinus mortuorum.* – HAUPT, p. 93.
1982 *Lestodryinus mortuorum.* – KEILBACH, p. 271.
1984 *Lestodryinus mortuorum.* – OLMI, pp. 1817, 1830 (as nomen dubium).
1987 *Lestodryinus mortuorum.* – SPAHR, p. 39.
1991 *Lestodryinus mortuorum.* – ROHDENDORF, pp. 519–520, fig. 1141.
1995 *Dryinus mortuorum.* – OLMI, p. 268.
1999b *Dryinus mortuorum.* – OLMI, pp. 61–65, figs 15–16.

Neotype: The neotype designated by OLMI (1999b) is a female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning neotype) in coll. PETER LAGING, Scharnebeck, Germany. The two original female type specimens without number were in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and have to be regarded as lost according to OLMI (1984).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This species was incorrectly attributed to the extant genus *Lestodryinus* according to HAUPT (1944) and PONOMARENKO (1974a, 1974b). Subsequently it was considered a nomen dubium by OLMI (1984), because the type is lost and the original description is insufficient. Later it has been transferred to the extant genus *Dryinus* by

OLMI (1995), because of the similar shape of the body and because the drawing of BRUES is probably wrong in case of the alleged absence of a mesotibial spur.

Dryinus muenchi n. sp.

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2372 at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany, which is described above.

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Dryinus palaeodominicanus CURRADO & OLMI, 1983

* 1983 *Dryinus palaeodominicanus* CURRADO & OLMI, p. 330, figs 1–2.
1984 *Dryinus palaeodominicanus*. – OLMI, pp. 866–868, 1830, figs 584–586.
1987 *Dryinus palaeodominicanus*. – SPAHR, pp. 38, 100.
1992 *Dryinus palaeodominicanus*. – POINAR, p. 201.
1999b *Dryinus palaeodominicanus*. – OLMI, p. 65.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) at the Regional Museum of Natural Sciences of Torino, Italy.

Further material: Female specimen without number from the "Bayaguana" mine (OLMI, 1995) at the American Museum of Natural History, New York, USA (ex coll. MASSIMO OLMI).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinus palaeomexicanus OLMI, 1995

* 1995 *Dryinus palaeomexicanus* OLMI, pp. 260–262, figs II-2 and IV.

Holotype: Female specimen no. N.J.35 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from Chiapas in Mexico (22–26 mybp).

Comment: The holotype of this species is the first and only Dryinidae found in Mexican amber.

Dryinus poinari OLMI, 1998

* 1998a *Dryinus poinari* OLMI, pp. 161–163, fig. 9.
1999b *Dryinus poinari*. – OLMI, p. 65.

Holotype: Female specimen no. H-10-23-F in coll. GEORGE POINAR Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp), "La Toca" or "Palo Alto" mine.

Dryinus priscus OLMI, 1998

* 1998b *Dryinus priscus* OLMI, pp. 77–79, fig. 55.
1999b *Dryinus priscus*. – OLMI, p. 66.

Holotype: Female specimen no. DR-14–341 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinus pristinus OLMI, 1998

* 1998b *Dryinus pristinus* OLMI, pp. 79–81, fig. 56.
1999b *Dryinus pristinus*. – OLMI, p. 66.

Holotype: Female specimen no. DR-14–1139 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinus reifi n. sp.

Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2370 at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany, which is described above.

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Dryinus vetus (BRUES, 1933) nomen dubium

* 1933b *Lestodryinus? vetus* BRUES, pp. 150–152, 170, pl. 13, fig. 81.
1982 *Lestodryinus vetus*. – KEILBACH, p. 271.
1984 *Lestodryinus vetus*. – OLMI, pp. 1829–1830.
1987 *Lestodryinus vetus*. – SPAHR, p. 39.
1995 *Dryinus vetus*. – OLMI, p. 268.
1999b *Dryinus vetus*. – OLMI, p. 65.

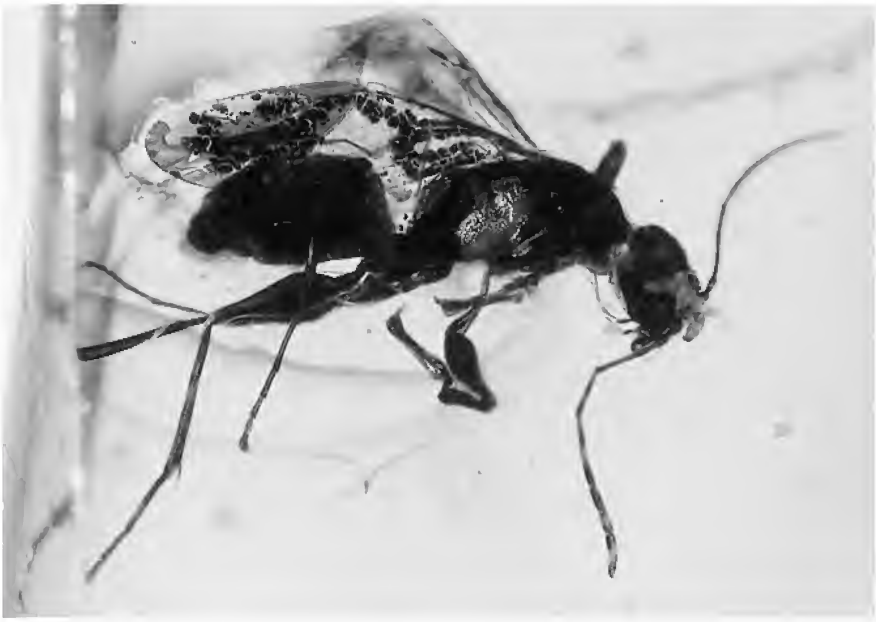


Fig. 51. *Dryinus* sp., ♀ specimen without number, coll. Janzen. Without scale.

Type specimens: The three original female type specimens without number were in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and have to be regarded as lost according to Olmi (1984).
Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).
Comment: This species was incorrectly attributed to the extant genus *Lestodryinus* according to Haupt (1944) and Ponomarenko (1974a, 1974b). Since the holotype is lost, no other specimens are known, and the original description is insufficient, this taxon has to be regarded as a nomen dubium according to Olmi (1984).

Dryinus vetustus Olmi, 1995
* 1995 *Dryinus vetustus* Olmi, pp. 258–260, figs II-1 and III.
1999b *Dryinus vetustus.* – Olmi, p. 66.
Holotype: Female specimen no. DR-10–1424 at American Museum of Natural History, New York, USA.
Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinus wunderlichi n. sp.
Holotype: Female specimen no. SMNS BB-2373 at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany, which is described above.
Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Dryinus sp. (undetermined)
Material: Female specimen no. H-10–173B in coll. George Poinar Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University). Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) in coll. Jens-Wilhelm Janzen, Seevetal, Germany (see Fig. 51).
Locality and age: Specimen no. H-10–173B in coll. Poinar: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp). Specimen in coll. Janzen: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Harpactosphecion? *deletum* (Brues, 1933) comb. nov.
* 1933b *Thaumatodryinus deletus* Brues, pp. 147–148, 169, pl. 13, fig. 79.
1975a *Thaumatodryinus deletus.* – Ponomarenko, p. 126.
1975b *Thaumatodryinus deletus.* – Ponomarenko, p. 124.
1982 *Thaumatodryinus deletus.* – Keilbach, p. 271.

1984 *Thaumatodryinus deletus.* – OLMI, pp. 683, 1804, 1830 (as nomen dubium).
1987 *Thaumatodryinus deletus.* – SPAHR, p. 39.
1995 *Thaumatodryinus deletus.* – OLMI, p. 268.
1999b *Thaumatodryinus deletus.* – OLMI, p. 65.

Holotype: The female type specimen without number was in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and has to be regarded as lost according to OLMI (1984).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This species was originally described in the extant genus *Thaumatodryinus*, but is here tentatively transferred to *Harpactosphecion*, as already suggested by OLMI (1984) who considered this taxon a nomen dubium, because the type is lost and the original description is insufficient. This species lacks the tufts of long hairs on the antennal flagellomeres 3–8 that are characteristic and autapomorphic for *Thaumatodryinus*. The elongate protrochanter described by BRUES (1933b: 148 "Front coxae, trochanters and femora all of about equal length") strongly suggests an attribution to Dryininae (or Gonatopodinae). Because of the erroneous attribution to *Thaumatodryinus*, and because of the similar habitus (including the elongated antennae), we here preliminarily transfer this species to the fossil genus *Harpactosphecion*.

Harpactosphecion filicorne (BRUES, 1923) emend.

* 1923 *Dryinus filicornis* BRUES, pp. 343–344.
1933b *Thaumatodryinus filicornis.* – BRUES, pp. 147, 169.
1944 *Harpactosphecion filicornis.* – HAUPT, pp. 90–94, 1 figure without number.
1975a *Thaumatodryinus filicornis.* – PONOMARENKO, p. 126.
1975b *Thaumatodryinus filicornis.* – PONOMARENKO, p. 124.
1982 *Thaumatodryinus filicornis.* – KEILBACH, p. 271.
1984 *Thaumatodryinus filicornis.* – OLMI, pp. 683, 1807, 1830 (as nomen dubium).
1987 *Harpactosphecion filicornis.* – SPAHR, pp. 38, 39.
1995 *Thaumatodryinus filicornis.* – OLMI, p. 268.
1999b *Harpactosphecion filicornis.* – OLMI, pp. 56–58, 65, figs 9–12.

Neotype: The neotype is a female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning neotype) in coll. JENS-WILHELM JANZEN, Seevetal, Germany (also figured by WEITSCHAT & WICHARD, 1998: 178, Plate 69, figure c, and figured on the world wide web at http://home.t-online.de/home/jjanzen/sdryi.htm). The female holotype specimen no. XXB 1547 was in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and has to be regarded as lost according to OLMI (1984).

Further material: There was a female specimen (HAUPT, 1944) no. 233 in the amber collection of the Zool. Museum in Berlin (Germany), but it is not known to us if this specimen still exists. There is a second female specimen (OLMI, 1999b; also see Fig. 28) in coll. JANZEN, and a third one (OLMI, 1999b) in coll. PETER LAGING, Scharnebeck, Germany. A fourth female specimen (see Figs 29–35) without number in coll. JÖRG WUNDERLICH (Straubenhardt) is preserved together with a large carabid beetle. Finally, there is a fifth female specimen no. SMNS BB-2369 at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (see Figs 23–26), and a sixth female specimen no. SMNS BB-2374 was recently donated by Mr J. v. HOLT to the same museum (see Fig. 27).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This species was transferred from *Thaumatodryinus* to a new separate genus by HAUPT (1944). PONOMARENKO (1975a, 1975b) maintained that HAUPT (1944, cited by KROMBEIN, 1952) shall have considered that *H. filicorne* does not belong to Dryinidae at all, which is clearly incorrect, since indeed HAUPT redescribed this species with the dryinid subfamily Dryininae (sensu HAUPT). OLMI (1999b) provided a redescription and designated and figured a neotype, but did not specify which of the three mentioned specimens (2 in coll. JANZEN and 1 in coll. LAGING) represents this neotype. Therefore it is here clarified, that the figured neotype is a specimen without number in coll. JANZEN which is properly labelled as neotype. With totally eight known specimens this species obviously was the most abundant dryinid in the Baltic amber forest.

Harpactosphecion gracile (BRUES, 1933) comb. nov.

* 1933b *Thaumatodryinus gracilis* BRUES, pp. 148–149, 169.
1975a *Thaumatodryinus gracilis.* – PONOMARENKO, p. 126.

1975b *Thaumatodryinus gracilis*. – PONOMARENKO, p. 124.
1982 *Thaumatodryinus gracilis*. – KEILBACH, p. 271.
1984 *Thaumatodryinus gracilis*. – OLMI, pp. 683, 1807, 1830 (as nomen dubium).
1987 *Thaumatodryinus gracilis*. – SPAHR, p. 39.
1995 *Thaumatodryinus gracilis*. – OLMI, p. 268.
1999b *Thaumatodryinus gracilis*. – OLMI, p. 65.

Neotype: Female specimen no. 1138–2 in coll. HANS WERNER HOFFEINS, Hamburg, Germany (declared in will to be donated to the Entomological Institute in Eberswalde, Germany) has been designated as neotype in the present publication. The female holotype specimen no. 9017 IV 260 was in the amber collection of the Albertus University in Königsberg and has to be regarded as lost according to OLMI (1984).

Further material: Female specimen no. 3011 in coll. CARSTEN GRÖHN, Glinde, Germany (Figs 21–22).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This species was originally described in the extant genus *Thaumatodryinus*, but is here transferred to *Harpactosphecion*, as already suggested by OLMI (1984) who still considered this taxon a nomen dubium, because the type was lost, no other material was known then, and the original description was insufficient.

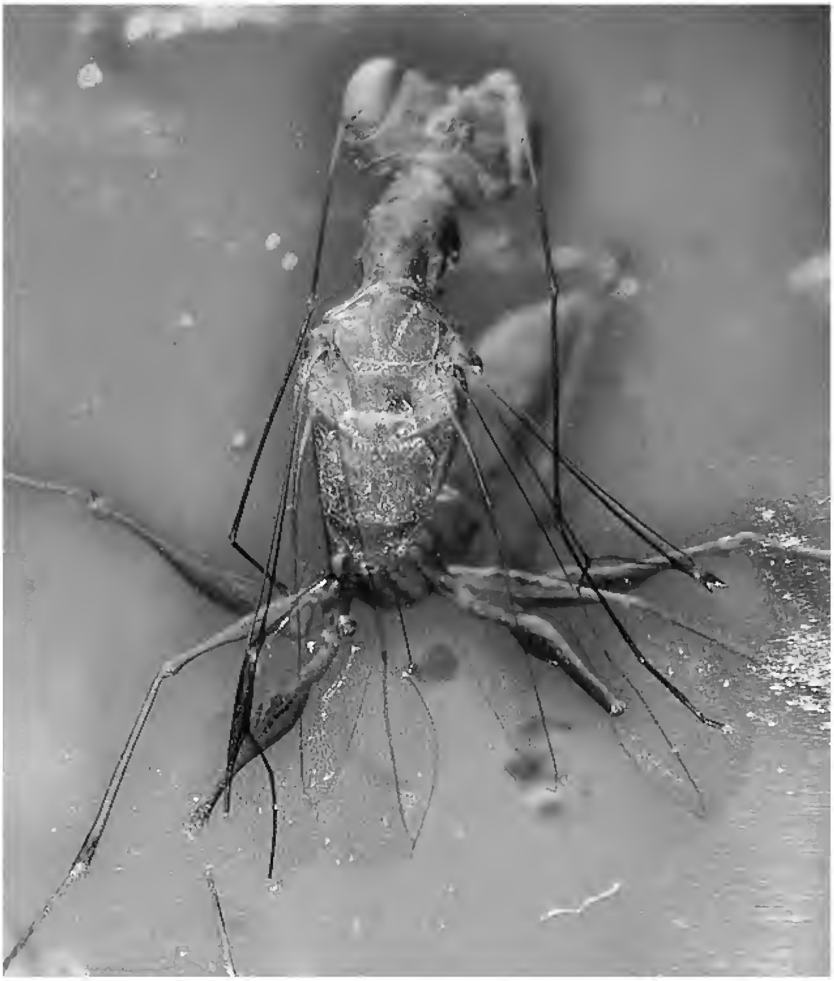


Fig. 52. *Harpactosphecion sucinum* OLMI, 1987, ♀ specimen no. SMNS Do-4494-M. Without scale.

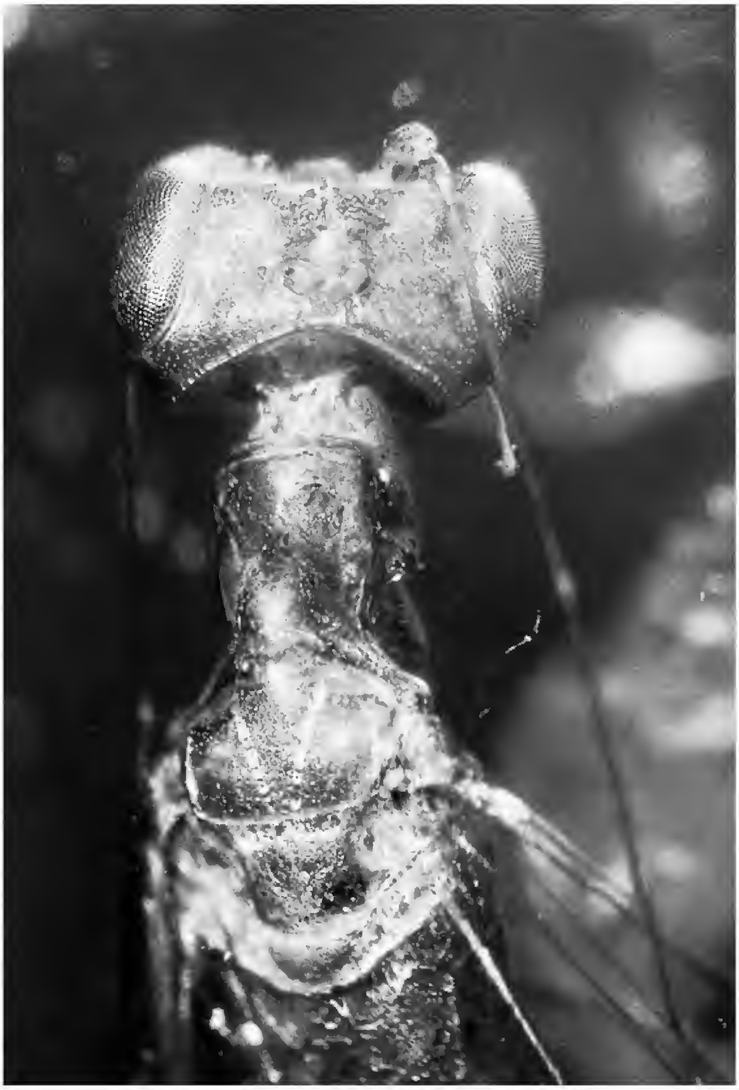


Fig. 53. *Harpactosphecion sucinum* Olmi, 1987, ♀ specimen no. SMNS Do-4494-M, head and thorax. Without scale.

Harpactosphecion sucinum Olmi, 1987 emend.

* 1987 *Alphadryinus sucinus* Olmi, pp. 220–222, fig. 2-A.
1995 *Dryinus sucinus*. – Olmi, p. 268.
1998a *Pseudodryinus sucinus*. – Olmi, p. 160.
1999b *Harpactosphecion sucinus*. – Olmi, p. 66.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) at Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy.

Further material: Two female specimens (Olmi, 1998a) with nos DR-14–1032 and DR-14–1033 at American Museum of Natural History, New York, USA, and another female specimen with no. H-10–100B in coll. George Poinar Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University). Finally, there is a very nice female spec-

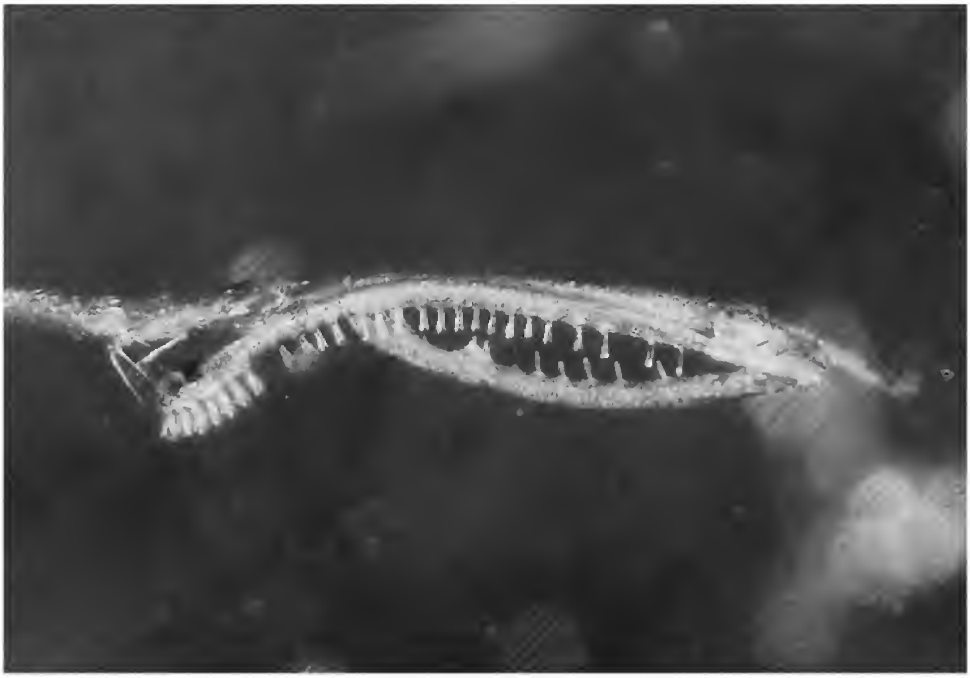


Fig. 54. *Harpactosphecion sucinum* OLMI, 1987, ♀ specimen no. SMNS Do-4494-M, fore tarsal chela. Without scale.

imen with no. SMNS Do-4494-M at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (Figs 52–54).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Palaeodryinus groehni n. gen. n. sp.

Holotype: Female specimen no. 4302 (old no. 1228 in coll. GRÖHN) in the amber collection of the Geologisches und Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, Germany, which is described above (Figs 11–14).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Thaumatodryinus miocenicus OLMI, 1995

* 1995 *Thaumatodryinus miocenicus* OLMI, pp. 263–266, figs VI-1–2.

1999b *Thaumatodryinus miocenicus*. – OLMI, p. 66.

Holotype: Female specimen without number (but the specimen is labelled as the concerning holotype) at American Museum of Natural History, New York, USA (ex coll. MASSIMO OLMI).

Paratypes: Two female specimens without number (but the specimens are labelled as the concerning paratypes) American Museum of Natural History, New York, USA (ex coll. MASSIMO OLMI).

Further material: The female specimen figured by POINAR (1992: fig. 102) also belongs to this species. It has no. H-10–100A in coll. GEORGE POINAR Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University). A further very nice female specimen with no. SMNS Do-4066-M at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (Figs 55–56).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp), "El Valle" amber mines.

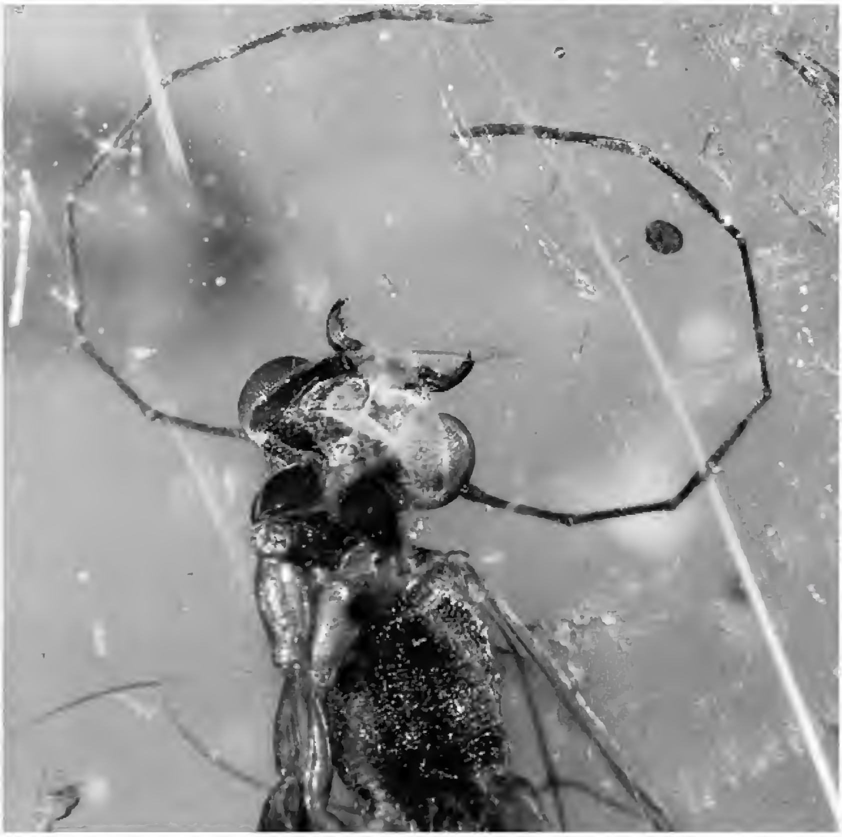


Fig. 55. *Thaumatodryinus miocenicus* Olmi, 1995, ♀ specimen no. SMNS Do-4066-M, head and thorax. Without scale.

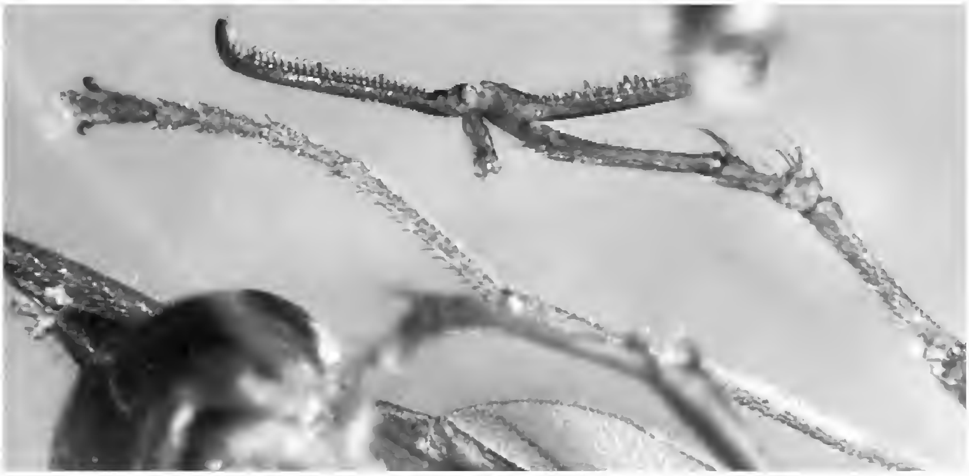


Fig. 56. *Thaumatodryinus miocenicus* Olmi, 1995, ♀ specimen no. SMNS Do-4066-M, fore tarsal chela. Without scale.

Dryinidae in subfamila incertae sedis

Dryinus? antiquus (Ponomarenko, 1981)

* 1981a *Laberius antiquus* Ponomarenko, p. 139.
1981b *Laberius antiquus*. – Ponomarenko, pp. 116, 118–119, fig. 1.
1984 *Dryinus antiquus*. – Olmi, pp. 751, 1830.
1987 *Laberius antiquus*. – Spahr, p. 38.
1995 *Dryinus antiquus*. – Olmi, p. 268.
1988 *Laberites antiquus*. – Ponomarenko, pp. 105–106.
1999b *Dryinus antiquus*. – Olmi, p. 65.

Holotype: Male specimen no. PIN 3426/221 at Palaeontological Institute, Moscow, Russia.

Locality and age: Upper Cretaceous (Upper Cenomanian) amber from Western Taymyr, Nizhnyaya Agapa River, Siberia (78–115 mybp, probably about 100 mybp).

Comment: This specimen was first mentioned by Zherikhin (1978: 83) and described by Ponomarenko (1981a) in the genus *Laberius* Kieffer, 1914 which the latter author regarded as formal genus for male Dryinidae incertae sedis. Olmi (1984) provisionally transferred this species to the extant genus *Dryinus*, since *Laberius* indeed has to be considered a synonym of the extant dryinid genus *Dicondylus* according to Richards (1937). For this reason Carpenter (1992: 488) incorrectly attributed this species to the extant genus *Dicondylus*. However, Olmi (1984: 751) mentioned that the only known specimen is in too bad condition to permit the definite attribution to any genus of Dryinidae. Therefore, Ponomarenko (1988) disputed the placement within the extant genus *Dryinus* and transferred this species to a new formal genus *Laberites*. Unfortunately, the latter genus is not available according to Art. 13.3 IRZN (4th ed.), since there was no type species designated in the original publication, and a subsequent designation is not possible for genera created after 1930.

[*Laberites*] *polonicus* (Ponomarenko, 1988)

* 1988a *Laberites polonicus* Ponomarenko, p. 108, fig. 1.
1988b *Laberites polonicus*. – Ponomarenko, p. 106, fig. 1.
1989 *Laberites polonicus*. – Olmi, p. 393 (in a new separate subfamily Laberitinae).
1995 *Laberites polonicus*. – Olmi, p. 268 (in the separate subfamily Laberitinae).
1999b *Laberites polonicus*. – Olmi, p. 65.

Holotype: Male specimen no. 8736 in Museum of the Earth of Polish Acad. Sci., Warsaw, Poland.

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: Since the genus *Laberites* Ponomarenko, 1988 is not available (see above), because there was no type species designated in the original publication, the original author should establish a valid new genus for this species which does not fit into any of the known fossil and extant dryinid genera. Therefore, even a separate subfamily Laberitinae was suggested by Olmi (1989), but this taxon is unfortunately unavailable as well, because its type genus is unavailable according to Art. 11.7.1.1 IRZN (4th ed.). We contacted Dr. Ponomarenko to solve this issue.

Dryinidae larvae indet.

Dryinid larva parasitizing in a planthopper larva (Flatidae?)

1992 Poinar, p. 201, 252, fig. 140.
1995 Olmi, p. 163.
1999b Olmi, pp. 64–65.

Material: Specimen (number unknown) in coll. George Poinar Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Dryinid larva parasitizing in a planthopper larva (Flatidae)

1995 Olmi, p. 163, fig. V.
1999b Olmi, p. 65.

Material: Specimen no. DR-10–546 at American Museum of Natural History, New York, USA.

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp); "El Valle" mine.

Dryinid larva parasitizing in a planthopper larva (Fulgoroidea)

1999 Poinar, p. 136, fig. 140.

Material: Specimen no. HO-4–38 in coll. George Poinar Jr., Corvallis, Oregon, USA (maintained at Oregon State University).

Locality and age: Oligocene/Miocene? amber from the Dominican Republic (15–40 mybp).

Comment: This fossil specimen is quite extraordinary, since the parasite is just emerging from its host.

Dryinid larva parasitizing in a female adult planthopper (Cicadellidae)

1999b Olmi, p. 65., fig. 17.

Material: Specimen without number in coll. Peter Laging, Scharnebeck, Germany.

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This is the only published record of a dryinid larva from Baltic amber.

Dryinid larva parasitizing in a planthopper larva (Cicadellidae)

2001 Gröhn, pers. comm.

Material: Specimen no. 5001 in coll. Carsten Gröhn, Glinde, Germany (determination by Dr Jacek Szewdo, Poland).

Locality and age: Eocene Baltic amber (40–45 mybp).

Comment: This specimen is the second dryinid larva from Baltic amber.

A further adult female Dryinidae from Baltic amber, which was not examined by us, is present in the private collection of Mr J.-W. Janzen (Seevetal). Several further adult female Dryinidae from Dominican amber shall be present in the collection of the Museo de Ambar in Santo Domingo which is now closed, and the complete collection is offered for sale by the owner Mr H. Hoersch.

Concerning the whereabouts of Brues' type material of Baltic dryinids, Olmi (1984, 1999b) correctly supposed that it has to be regarded as lost (viz destroyed in the 2nd world war), since it is neither present among the remains of the Königsberg amber collection at the University of Göttingen, nor at MCZ in Cambridge where Brues studied the loaned material. Literal citation from a letter (in the archives of SMNS), dated 29.04.1968, by Prof. Dr W. Hennig (Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart) to Prof. Dr O. H. Walliser (Geol.-Pal. Inst. Univ. Göttingen): „*Die parasitischen Hymenopteren sind – im wesentlichen nach Königsberger Material – kurz vor dem Kriege von Brues bearbeitet worden. Das betreffende Material mit den Typen ist leider verschollen. Ich habe auch im Museum of Comparative Zoology in Cambridge (Massachusetts), der früheren Wirkungsstätte von Bues* [sic], *im August des vorigen Jahres keine Spur davon entdecken können.*" (end of citation).

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 307	33 S., 8 Taf., 6 Abb.	Stuttgart, 31. 8. 2001

Eine neue Art der Gattung *Antrimpos* Münster (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, SW-Deutschland)

A new species of the genus *Antrimpos* Münster (Crustracea, Decapoda, Penaeidae) from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Jurassic, Late Kimmeridgian, SW Germany)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 8 Tafeln und 6 Abbildungen

Abstract

The very common penaeid decapod *Antrimpos* from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Ulmense Subzone) differs from the type species *A. speciosus* Münster in details of the ornamentation of the rostrum and in the length of the third pereiopod. Hence, a new species, *A. undenarius* n. sp., is erected herein for this closely related form. *A. undenarius* n. sp. is interpreted as a phyletic ancestor of the Tithonian *A. speciosus* Münster, a common species of the Solnhofen Lithographic Limestones of Franconia. Specimens of *Antrimpos* which are morphologically transitional between *A. undenarius* n. sp. and the typical *A. speciosus* occur in the early Lower Tithonian, as documented by rare specimens from Schernfeld in the Eichstätt area. Although superficially very close to this clade, another Franconian species, *A. nonodon* Münster from Painten, comes from an older stratum than the more primitive looking *A. speciosus* Münster. Hence, *A. nonodon* does not belong to the same chronocline. A lectotype is designated for *A. nonodon*.

Antrimpos lived near the sea bottom of lightened shallower areas and was able to swim actively. Different stages of preservation are reported from the Nusplingen Lithographic Limestone ranging from complete exuviae to disarticulated fragments in coprolites.

In the late Lower Tithonian *Antrimpos* disappears in Southern Germany. Obviously, *Antrimpos speciosus* Münster is ecologically replaced by the homoeomorphic species *Bylgia haeberleini* (Münster).

Zusammenfassung

Der im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone) sehr häufig vorkommende Vertreter der Gattung *Antrimpos* (Decapoda, Penaeidae) unterscheidet sich von der aus den untertithonischen Solnhofener Plattenkalken bekannten Typusart *A. speciosus*

MÜNSTER in der Gestalt des Kopfsporns und des dritten Pereiopoden und wird daher zu einer neuen Art, *A. undenarius* n. sp., gestellt. *A. undenarius* n. sp. wird als eine phylogenetische Vorläuferart von *A. speciosus* angesehen. Morphologische Übergangsformen zwischen *A. undenarius* n. sp. und *A. speciosus* kommen als Seltenheit im älteren Unter-Tithonium vor, wie Exemplare aus dem Plattenkalk von Schernfeld bei Eichstätt zeigen. Obwohl die aus Painten beschriebene fränkische Art *A. nonodon* MÜNSTER den Vertretern dieser Entwicklungslinie sehr ähnelt, kommt diese Art aus einem älteren stratigraphischen Niveau als die primitiver erscheinende Art *A. speciosus* MÜNSTER und kann deswegen nicht zu derselben Chronokline gehören. Für *A. nonodon* wird ein Lectotypus designiert.

Antrimpos lebte bodennah in gut durchlichteten Flachwasserarealen und war zum aktiven Schwimmen befähigt. Aus dem Nusplinger Plattenkalk werden verschiedene Erhaltungsstadien dokumentiert, die von vollständigen Exuvien bis zu disartikulierten Panzerfragmenten in Koprolithen reichen.

Im jüngeren Unter-Tithonium verschwindet die Gattung *Antrimpos* in Süddeutschland. Ihre ökologische Nische wird offenbar von der homöomorphen Art *Bylgia haeberleini* (MÜNSTER) eingenommen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Systematik 3
3. Erhaltungsstadien von *Antrimpos undenarius* 6
4. Paläoökologie von *Antrimpos undenarius* 9
5. Beziehungen zwischen *Antrimpos speciosus* und *Antrimpos undenarius* 11
6. Zur Herkunft und phylogenetischen Stellung von *Antrimpos nonodon* 13
7. Conclusions 15
8. Literatur 15

1. Einleitung

Der Nusplinger Plattenkalk stellt das einzige fossilführende Plattenkalk-Vorkommen im Schwäbischen Jura dar. Er tritt heute ausschließlich in zwei durch eine Massenkalk-Schwelle voneinander getrennten, mindestens 80 Meter tiefen Beckenstrukturen westlich und südwestlich von Nusplingen auf (Geologische Karte 1: 25000, Blatt 7819 Meßstetten; SCHWEIZER 1994). Die beiden Becken werden als Westerberg-Wanne und Großer Kirchbühl-Wanne bezeichnet. Das Stuttgarter Naturkundemuseum gräbt seit 1993 an zwei Grabungsstellen in der Westerberg-Wanne, dem Egesheimer und dem Nusplinger Steinbruch. Die Profile beider Steinbrüche ergänzen einander, gehören aber insgesamt der mittleren Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgiums an (DIETL et al. 1998; SCHWEIGERT 1998). Nähere Informationen über den Nusplinger Plattenkalk, seinen Fossilinhalt und seine Erforschung ist aus DIETL & SCHWEIGERT (1999a, b) zu entnehmen.

Die mit Abstand häufigste Krebsart des Nusplinger Plattenkalks ist ein Vertreter der Gattung *Antrimpos*, der bislang stets für identisch mit der in den untertithonischen Solnhofener Plattenkalken auftretenden Art *A. speciosus* MÜNSTER gehalten wurde. Mehr als 80 % aller Dekapoden-Funde aus dem Nusplinger Plattenkalk gehören zu dieser Gattung. Neues, gut erhaltenes und vor allem gegenüber den Altfunden wesentlich besser präpariertes Material aus den neuen Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums im Nusplinger Plattenkalk gab Anlaß, der Frage nach faunistischen Unterschieden dieses Plattenkalkvorkommens mit Ober-Kimmeridgium-Alter gegenüber den klassischen untertithonischen Vorkommen der Südlichen Frankenalb nachzugehen. Über die Grabungen im Nusplinger Plattenkalk wird von

Dietl et al. (1998, 1999, 2000) fortlaufend berichtet. Zu Einzelheiten über die dortigen Profile sei auf die Arbeiten von Dietl, Schweigert et al. (1998) und Bantel et al. (1999) verwiesen.

Über Crustaceen aus dem Nusplinger Plattenkalk erschien bisher die Neubearbeitung von *Coleia longipes* (Schweigert & Dietl 1999a) sowie eine Übersicht über die Familie Erymidae (Schweigert et al. 2000). Die systematische Stellung der Eryoniden wurde ausgehend von Nusplinger Material in Schweigert (2000) diskutiert. Eine vorläufige Kurzmitteilung über den gesamten Artbestand gaben Schweigert & Dietl (1999b). Neben der hier vorgestellten neuen *Antrimpos*-Art kommen dort noch die folgenden weiteren Vertreter der Penaeoidea vor:

Aeger tipularius (Schlotheim), *Antrimpos* cf. *nonodon* Münster, *Bylgia spinosa* Münster, *Dusa denticulata* Münster, *Dusa monocera* Münster, *Dusa* n. sp., Penaeoidea n. g. n. sp. (Frickhinger 1994, Abb. 228), *Hefriga* cf. *serrata* Münster, *Hefriga frischmanni* Oppel, *Udora* sp.

	Abkürzungen im Text:
NMB	Naturkundemuseum der Humboldt-Universität Berlin
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
v. o.	von oben

Dank

Für zahlreiche Diskussionen und Anregungen sowie die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Dr. G. Dietl (Stuttgart). Besonderer Dank gebührt außerdem M. Kapitzke und M. Rieter (beide SMNS) für die meisterhafte Ausführung der schwierigen Präparation der bei den neuen Grabungen geborgenen Krebsreste. Dr. T. Becker (Berlin), Dr. M. Röper (Solnhofen), H. Leich (Bochum), R. Panchaud (Basel), Dr. G. Schairer (München) und Dr. A. Liebau (Tübingen) ermöglichten das Studium von Vergleichsmaterial aus den Solnhofener Plattenkalken. Wertvolle Auskünfte gaben darüber hinaus Dr. F. Collier (Cambridge, USA) und Frau M. Rothgaenger (Kallmünz). Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte großzügig die Nusplinger Grabung und deren Auswertung (Projekt DI 680/1–3), wofür gleichfalls gedankt wird.

2. Systematik

Ordnung Decapoda Latreille, 1803
Unterordnung Dendrobranchiata Bate, 1888
Überfamilie Penaeoidea Rafinesque, 1815
Familie Penaeidae Rafinesque, 1815

Gattung *Antrimpos* Münster, 1839

Typusart: *Antrimpos speciosus* Münster.

Antrimpos undenarius n. sp.

Taf. 1–3; Abb. 1–4

?v 1839 *Kölga gibba*. – Münster, S. 61, Taf. 23, Fig. 1.
v 1855 *Penaeus speciosus*. – Fraas, S. 98.
v 1857 *Antrimpos speciosus* Münster. – Quenstedt, S. 804, Taf. 99, Fig. 23–25. – [Falsche Wiedergabe des Kopfsporns!]

1863 *Penaeus speciosus* Münst. sp. – Oppel, S. 92 pars [Nusplingen], non Taf. 25, Fig. 5, non Taf. 26, Fig. 1.

v 1877 *Penaeus speciosus.* – Quenstedt, S. 39.

1885 *Penaeus speciosus.* – Quenstedt, S. 418, Text-Fig. 131 [Nusplingen, korrekte Wiedergabe des Kopfsporns!], Taf. 32, Fig. 27 [Nusplingen], non Fig. 28 [Solnhofen].

v 1904 *Penaeus speciosus* Münst. – Walther, S. 172 pars [Nusplingen]

v 1908 *Penaeus speciosus* Münst. sp. – Engel, S. 471.

v 1910 *Pennaeus speciosus* (Münst.). – Fraas, S. 186, Abb. 112.

v 1996 *Antrimpos speciosus* Münster. – Dietl et al., Taf. 4.

v 1998 *Antrimpos speciosus.* – Dietl, Abb. 4 oben.

v 1999 *Antrimpos speciosus.* – Dietl & Schweigert, Abb. 10, 41 und Titelbild.

Holotypus: Orig. zu Taf. 1 u. Abb. 1, SMNS Inv.-Nr. 64334.

Locus typicus: Nusplinger Steinbruch auf dem Westerberg bei Nusplingen, Zollernalbkreis, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone).

Derivatio nominis: Von lat. *numerus undenarius* = Zahl elf; aufgrund der Ausbildung von elf Dornen auf der Dorsalseite des Kopfsporns.

Vorkommen: Nusplinger Plattenkalk (Egesheimer und Nusplinger Steinbruch, Plattenkalk der „Großer Kirchbühl-Wanne"; Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone); cf.-Exemplare aus dem Unter-Tithonium (basale Hybonotum-Zone) von Schernfeld bei Eichstätt; fragliches Vorkommen in Plattenkalken mit Ober-Kimmerdigium-Alter der Gegend von Kelheim.

Material: Etwa 300 bisher bei der neuen Grabung des Stuttgarter Naturkundemuseums geborgene Belegstücke aus dem Nusplinger Plattenkalk. Zahlreiche weitere, meist mäßig erhaltene bzw. schlecht präparierte Belegstücke von *A. undenarius* n. sp. befinden sich in den Sammlungen des GPIT, des Naturkundemuseums der Humboldt-Universität Berlin, des Naturhistorischen Museums Basel, des Museum of Comparative Zoology in Harvard/USA (Coll. F. Eser), der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München sowie in der Fürstlich-Fürstenbergischen Sammlung in Donaueschingen.

Diagnose. – Großwüchsige Art der Gattung *Antrimpos*, deren Kopfsporn auf der Dorsalseite 11 Dornfortsätze trägt, wobei zwischen dem hintersten und den übrigen ein größerer Abstand besteht. Auf der Ventralseite des Kopfsporns befindet sich 1 Dorn knapp vor dem vordersten Dorn der Rückenseite. Langer Propodit am verlängerten 3. Pereiopoden.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *Antrimpos undenarius* n. sp. (Abb. 1, Taf. 1) handelt es sich um eine etwa 23 cm lange Exuvie, die auf der Oberseite einer Kalkplatte eingebettet ist. Das Stück ist, was die diagnostischen Merkmale angeht, mit vollständigem, dorsalseitig 11 Dornen tragendem Kopfsporn und einigen Extremitäten in günstiger Einbettungslage erhalten. Der Cephalothorax besitzt in der Dorsallinie eine Länge von 8,5 cm. Die Oberfläche des Cephalothorax ist bis auf eine sehr schwache Bepustelung auf der Dorsolateralseite, die aber wegen einer Imprägnation mit Manganoxiden nur schlecht freigelegt werden konnte, völlig glatt. Lateral weist er in der Hepaticalregion einen nach vorn gerichteten, spitzen Dorn auf. Im hinteren, ventrolateralen Bereich ist der Cephalothorax aufgebrochen, wodurch die Branchiostegite der Kiemenregion sichtbar werden. Die Facettenaugen sind beim Holotypus nicht erhalten. Von den kurzen ersten Antennen sind nur die basalen Segmente erhalten, von den langen zweiten Antennen wird die rechte weitgehend vom Körper verdeckt. Die linke weist noch eine erhaltene Länge von 12 cm auf, was jedoch nicht mehr der Originallänge entspricht (normalerweise bei dieser Art etwa 80 % der Körperlänge, vgl. Taf. 3). Die Scaphoceriten sind spießartig ausgebildet. Ein Maxillipeden-Paar endet in einem Dorn. Der dritte Pereiopode ist ge-

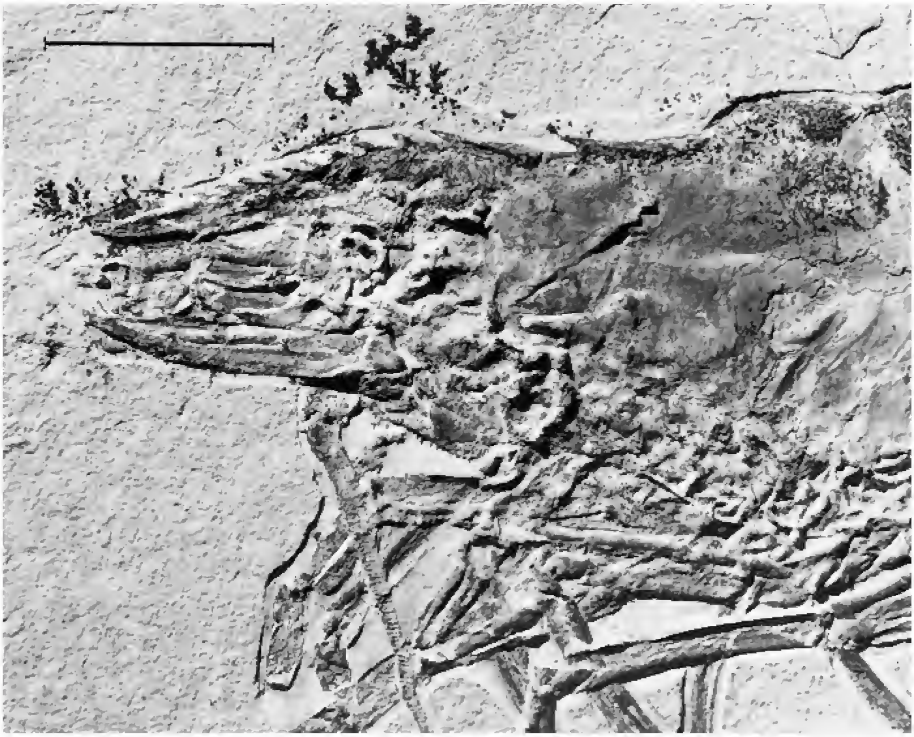


Abb. 1. *Antrimpos undenarius* n. sp., Holotypus. Detail von Taf. 1; SMNS Inv.-Nr. 64334. – Maßstab 2 cm.

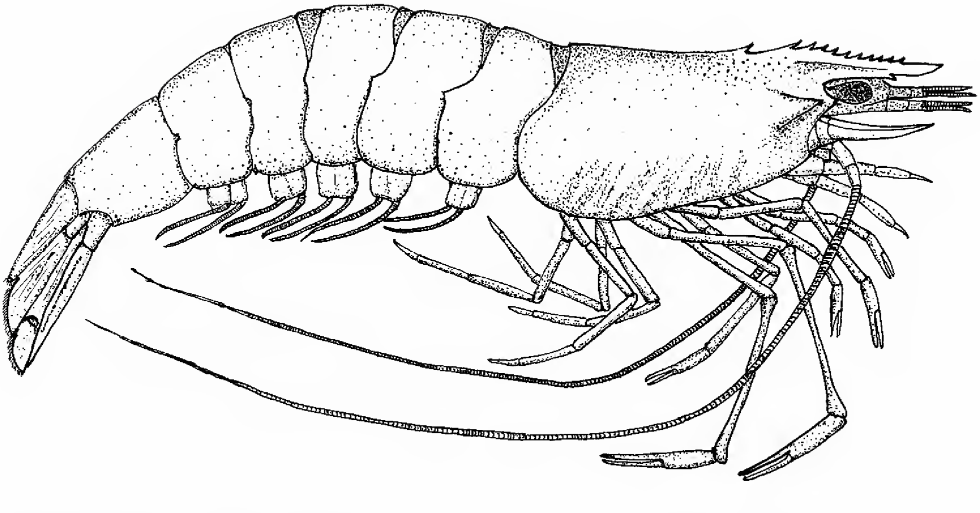


Abb. 2. Rekonstruktion von *Antrimpos undenarius* n. sp. – Länge ca. 20 cm.

genüber den übrigen stark verlängert (diagnostisches Merkmal der Gattung *Antrimpos* MÜNSTER, vgl. FÖRSTER 1967: 162). Er trägt 24,5 mm lange Propoditen. Die Länge des daran anschließenden Carpopoditen beträgt 42,5 mm, des Meropoditen 26,5 mm. Das 4. Pereiopodenpaar ist abgefallen. Die fünf vorderen Abdominalsegmente tragen auf ihrer Ventralseite noch Reste der Pleopoden.

Bei weiteren Stücken von *A. undenarius* n. sp. sind auch die großen, kurz gestielten Facettenaugen erhalten (vgl. BALSS 1923).

Das reichhaltige vorliegende Material erlaubt eine Rekonstruktion (Abb. 2).

Differentialdiagnose. – Von *A. speciosus* MÜNSTER ist *A. undenarius* n. sp. in erster Linie durch den Bau des Kopfsporns unterschieden, der bei letzterem auf der Dorsalseite einen zusätzlichen Dornfortsatz trägt. Die Zahl der Dornen am Kopfsporn hat sich nicht als größenspezifisch erwiesen, da verschiedene Wachstumsstadien der jeweiligen Arten dennoch jeweils dieselbe Anzahl aufweisen. Bei ungünstiger Einbettungslage oder abgebissenem Kopfsporn können beide Arten nur schwer voneinander unterschieden werden. Der ansonsten sehr schlanke Carpopodit des verlängerten dritten Pereiopoden weist bei *A. undenarius* n. sp. sowohl distal als auch proximal auffällig knochenartig verbreiterte Gelenkenden auf. Der Dactylus am Propoditen dieses Beinpaars ist regelmäßig bezahnt, während sein Antagonist lediglich entsprechende Gruben aufweist. Der Propodit ist bei gleich großen Individuen in der Art *A. undenarius* n. sp. deutlich länger als bei *A. speciosus*. Bei adulten Exemplaren beträgt deren Länge um 24 mm, während diejenigen von *A. speciosus* nur 17–18 mm lang sind. Gegenüber *A. speciosus* (Taf. 5) besitzt *A. undenarius* n. sp. außerdem einen etwas längeren Cephalothorax und deutlich höhere Abdominalsegmente, was zu einem etwas gedrungeneren Gesamthabitus führt. Das Verhältnis Cephalothoraxlänge/Gesamtlänge beträgt, entlang dem Dorsalrand gemessen, etwa 36–38 %, bei *A. speciosus* dagegen um 33 %. Die oberjurassische Art *Antrimpos nonodon* MÜNSTER (Taf. 6) unterscheidet sich von *A. undenarius* n. sp. neben dem nur neun dorsale Dornen tragenden Kopfsporn durch viel kürzere Scheren am dritten Pereiopoden (s.u.).

Die übrigen zu dieser Gattung gerechneten Arten können ebenfalls leicht an ihren unterschiedlichen Kopfspornen erkannt werden. Die sehr kleinwüchsige, nur unter Vorbehalt zur Gattung *Antrimpos* gestellte Art *A. liasicus* (OPPEL) aus dem Unterjura der Ostschweiz besitzt ebenso wie *A. undenarius* n. sp. einen Kopfsporn mit 11 dorsalen Dornen, doch fehlt jener der Dorn auf der Ventralseite des Kopfsporns.

Bemerkungen. – ETTER (1984) gab eine Übersicht über triassische Penaeiden, die zur Gattung *Antrimpos* gestellt wurden. Ihre erkennbaren Merkmale reichen jedoch oftmals, wie im Falle der auf ein einziges schlecht erhaltenes Exemplar aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio begründeten Art *A. miriogolensis*, kaum zu einer eindeutigen diagnostischen Charakterisierung aus. So dürfte dort ein angeblich seitlich gekieltes letztes Abdominalsegment lediglich durch Verdrückung entsprechend gestaltet sein. Dies kommt in gleicher Weise auch bei manchen Stücken von *A. undenarius* n. sp. vor.

3. Erhaltungsstadien von *Antrimpos undenarius*

Aufgrund mangelnder Bioturbation blieben Krebspanzer im Nusplinger Plattenkalk nach dem Auftreffen auf dem Meeresboden erhalten, ohne weiter zerstört zu

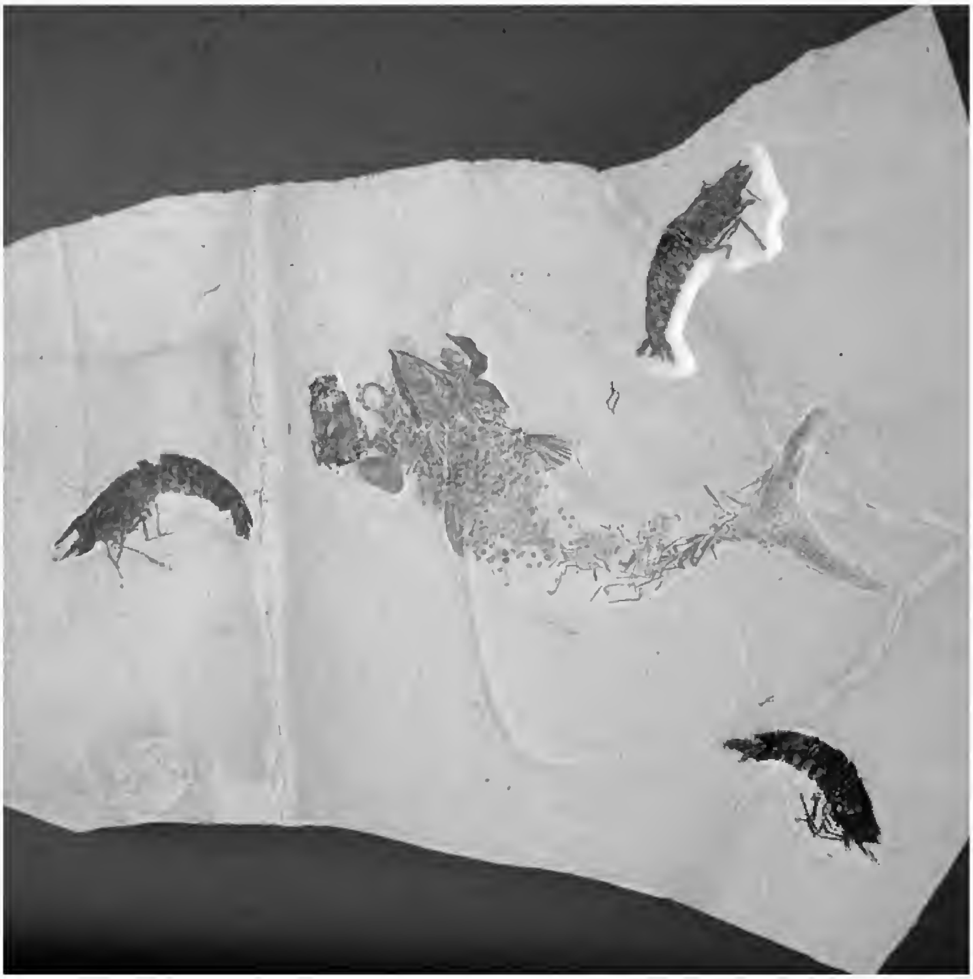


Abb. 3. Platte mit drei Exemplaren von *Antrimpos undenarius* n. sp. und einem zerfallenen Raubfisch der Gattung *Caturus*. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, SMNS Inv.-Nr. 63481 (Grabung Museum 1994). – Länge des *Caturus* 50 cm.

werden, wie es sonst normalerweise der Fall ist (vgl. PLOTNICK 1986; PLOTNICK et al. 1988). In den meisten Fällen stammen die Reste von *Antrimpos undenarius* n. sp. von erwachsenen Individuen. Nicht ausgewachsene Stücke sind sogar ausgesprochen selten. Bei den am besten erhaltenen Exemplaren von *A. undenarius* n. sp. handelt es sich um Exuvien. Häufig ist im dorsalen Bereich zwischen Carapax und Abdomen noch eine Öffnung erkennbar, die der Krebs beim Häutungsvorgang hinterließ. Zu einer Trennung zwischen Abdomen und Cephalothorax kam es jedoch nicht. Bei körperlich erhaltenen Exemplaren ist insbesondere der Hinterleib von einer feinkörnigen, blaßrosafarbenen, phosphoritischen Masse erfüllt. In der Regel sind diese Stücke in irgendeiner Weise beschädigt bzw. angefressen. Oft ist sogar der kräftige Kopfsporn oder ein anderer Bereich des Cephalothorax zerbissen. Auch isolierte Abdomina kommen nicht allzu selten vor. Gelegentlich haben solche Indi-

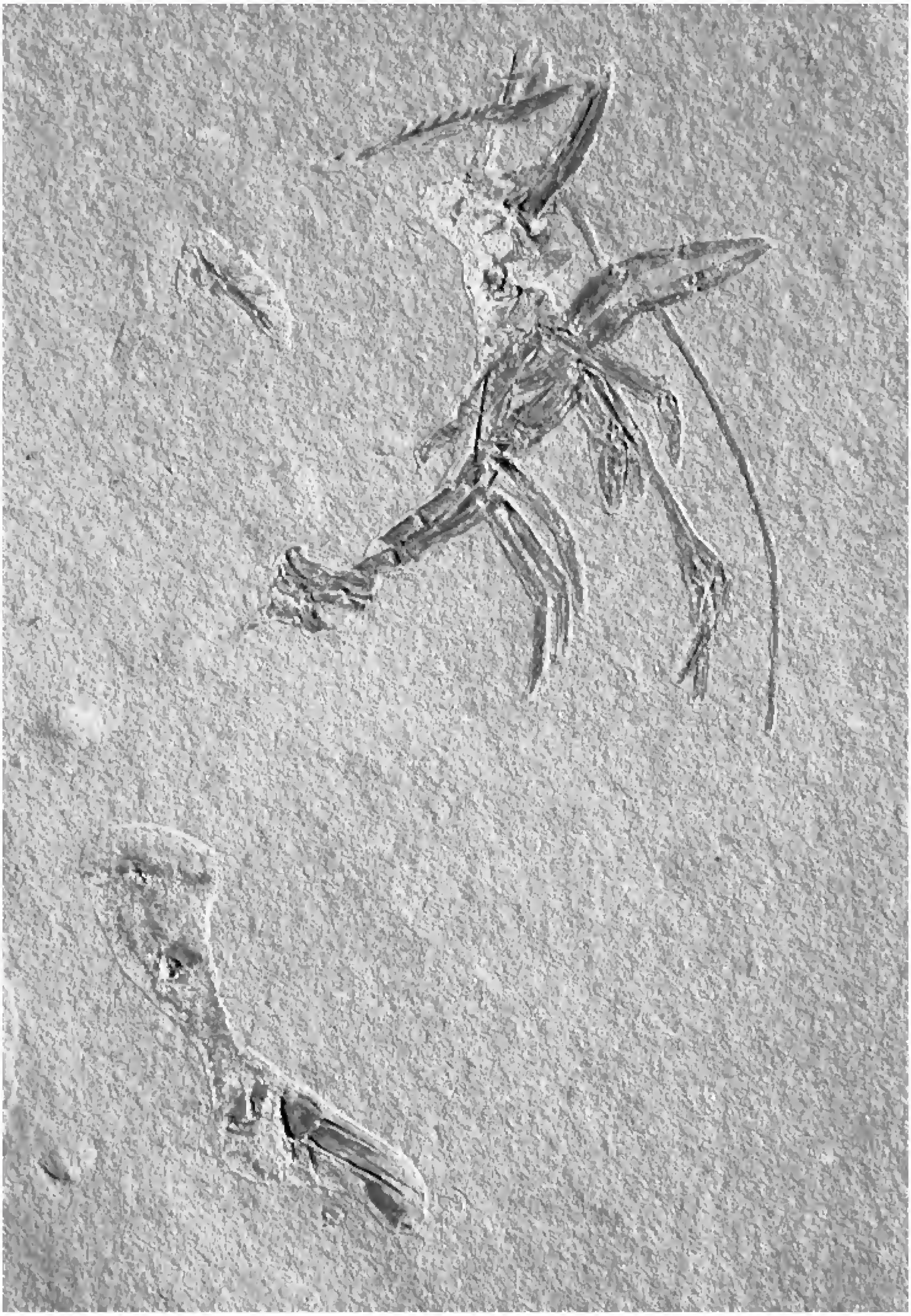


Abb. 4. Mutmaßlicher Fraßrest einer Exuvie von *Antrimpos undenarius* n. sp. Nusplinger Steinbruch, Schicht L, 40–50 cm v.o., SMNS Inv.-Nr. 64527 (Grabung Museum 2001). – Länge ca. 13,5 cm.

viduen mit dem Schwanzfächer noch letzte Spuren am Meeresboden hinterlassen (*Telsonichnus speciosus*, vgl. Schweigert 1998). Solche Individuen sind meistens senkrecht oder seltener schräg eingebettet. Walther (1904) nahm irrtümlicherweise an, bei derartigen Stücken seien die Extremitäten abgefallen. Exuvien in ventraler Einbettungslage sind im allgemeinen eher selten, kommen jedoch in bestimmten Plattenkalk-Abschnitten gehäuft vor (Abb. 3). Die Unterschiede in der Einbettung hängen ohne Zweifel mit der ursprünglichen Konsistenz des Sediments zusammen. Bei sehr weicher Konsistenz sanken die Tiere ein Stück in den Schlick ein und blieben in dieser Position stecken. In einem bestimmten Abschnitt des Plattenkalkpakets L im Nusplinger Steinbruch war die Konsistenz des Kalkschlicks am Meeresboden so dickbreiig, daß sogar Exuvien mitunter senkrecht eingebettet sind. Feine Körperanhänge wie Antennen und die Uropoden sind aber immer horizontal auf der Sedimentoberfläche ausgebreitet. Bei einem bereits stärker konsolidierten Meeresboden kippten die Exuvien dagegen auf die Seite.

Gleichfalls in der Schicht L des Nusplinger Plattenkalks fanden sich in einer bestimmten Lage mehrere Reste juveniler Exemplare von *A. undenarius* n. sp., bei denen es sich um zerbissene Exuvien zu handeln scheint, da außer sehr dünnen Panzerresten keine phosphoritische Substanz vorliegt. Der Vorderkörper mit den Extremitäten befindet sich ohne erkennbaren Zusammenhalt noch in enger Nachbarschaft zum Hinterabschnitt des Abdomens mit den Uropoden (Abb. 4).

Des weiteren treten Panzerreste von *A. undenarius* n. sp. gelegentlich auch als Bestandteile von Speiballen, Koprolithen oder als isolierte Teile auf, die dann vermutlich abgebissen oder von driftenden Exuvien abgerissen sind (Taf. 8, Fig. 1–2). Bißspuren finden sich in aller Regel im vorderen Bereich, wo selbst das robuste Rostrum mitunter zerknackt wurde. Isolierte Extremitätenreste kommen gelegentlich vor. Demgegenüber fehlen isolierte Cephalothorax-Reste fast vollständig.

Das Skelettmaterial des Panzers von Exuvien ist häufig von kleinen, rundlichen Löchern durchsetzt, die vom Fraß unbekannter Destruenten herrühren dürften. Bei denjenigen Exemplaren, die Abdrücke des Schwanzfächers am Meeresboden hinterlassen haben und die dort verendeten, sind keine derartigen Fraßlöcher vorhanden. Hieraus ist zu schließen, daß entweder der Erzeuger der Löcher nicht am Meeresboden leben konnte oder daß die Überdeckung mit neuem Sediment sehr rasch erfolgte. Da die Ausbildung einer diskreten Schichtoberfläche eine bestimmte Zeit zur Diagenese benötigte, dürfte meistens der erste Fall zutreffen. Entsprechende Löcher entstanden möglicherweise durch Nematoden o.ä. im Darm von Fischen oder Reptilien. Die Löcher sind nämlich in Panzerfragmenten von *Antrimpos* besonders ausgeprägt zu beobachten, die in phosphoritischen Koprolithen enthalten sind (Taf. 8, Fig. 3).

4. Paläoökologie von *Antrimpos undenarius*

Die Art *A. undenarius* n. sp. kommt von verhältnismäßig kleinen, etwa 12 cm langen Exemplaren bis zu ausgewachsenen, fast 25 cm langen Stücken vor. Noch kleinere Individuen oder hierauf beziehbare Larvenstadien wurden allerdings bislang nicht beobachtet. Dieses eigentümliche Fehlen juveniler Stadien zeigt, daß sie sich offenbar andernorts entwickelt hatten, wo sie nicht überliefert werden konnten, und erst in späteren Entwicklungsstadien die Randbereiche der Plattenkalk-Lagune be-

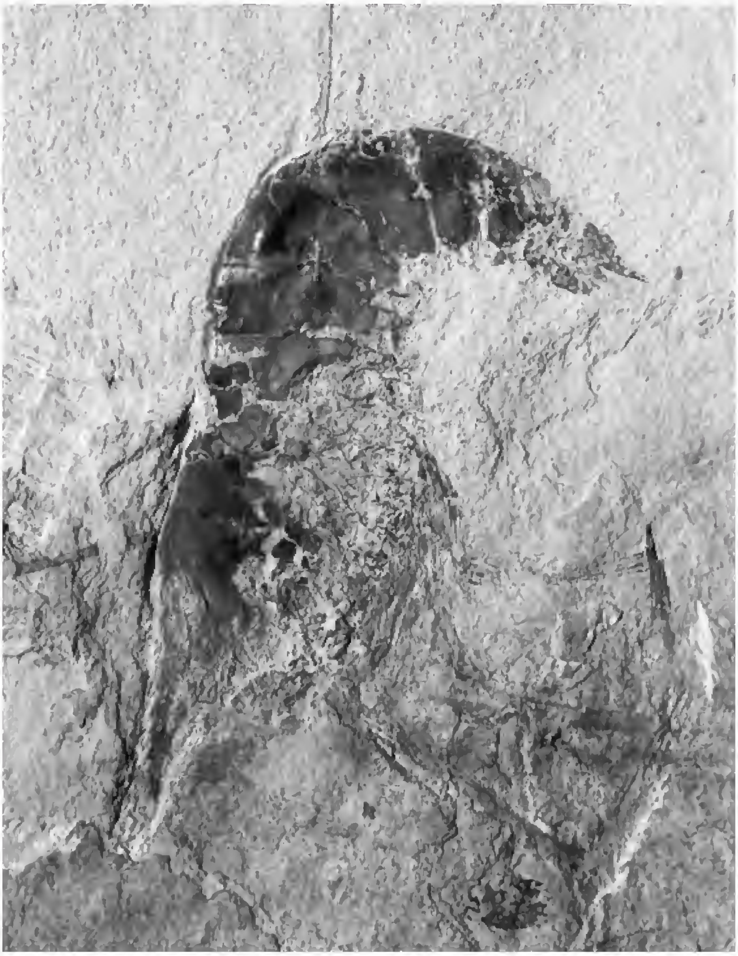


Abb. 5. *Bylgia haeberleini* (MÜNSTER). Mörnsheim-Formation, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Moernsheimensis-Subzone, Daiting. SMNS Inv.-Nr. 64528. – Distanz Rostrum–Telson 10 cm.

siedelten. Aus dem Körperbau und den oben geschilderten biostratinomischen Beobachtungen an *Antrimpos undenarius* n. sp. lassen sich einige Vermutungen zu dessen Lebensweise ableiten. Das auffällig verlängerte dritte Beinpaar zeigt, daß dieser sicher bodenbezogen lebte, jedoch schwimmfähig war. So konnte er sich dicht über einem stark reliefierten Untergrund aufhalten und mit den Scheren dieses Beinpaars in Ritzen und Zwickeln nach Nahrung suchen. Gelegentlich wagten sich die Tiere wohl auch ins offene Wasser der Plattenkalk-Lagune hinaus, wo sie leicht Opfer von umherstreifenden Räubern werden konnten. Normalerweise wurde der dort meist anoxische Meeresboden gemieden, da man sonst viel häufiger Spuren finden müßte.

Anatomisch auffällig sind die verhältnismäßig großen, gestielten Facettenaugen, wogegen die Antennen nur mäßig lang sind. Zum Vergleich beträgt die Antennenlänge bei der untertithonischen Art *„Penaeus“ meyeri* OPPEL ein mehrfaches der Körperlänge. Auch bei rezenten Tiefseegarnelen sind die Antennen extrem verlängert, dagegen sind bei letzteren die Augen ganz oder teilweise zurückgebildet. *Antrimpos undenarius* n. sp. orientierte sich deswegen sicherlich vorzugsweise optisch und weniger stark mit Hilfe der Antennen. Die Art dürfte sich somit in den durchlichteten, flacheren Bereichen aufgehalten haben, also in Bereichen, in denen Schwamm-Mikrobenriffe durch einen relativen Meeresspiegelabfall zu Beginn der Plattenkalk-Sedimentation in seichtere Bereiche geraten waren. *Antrimpos undenarius* n. sp. dürfte sich vornehmlich von pflanzlicher Kost (Algen, Mikrobenmatten, Detritus aus zusammengeschwemmten Landpflanzen) ernährt haben, wenn man die Herkunft der in bestimmten Plattenkalklagen überaus zahlreichen stäbchenförmigen, leicht gekrümmten Koprolithen, die bei organischer Erhaltung noch feinste pflanzliche Fasern erkennen lassen, auf diesen Erzeuger bezieht. *Antrimpos undenarius* n. sp. seinerseits wurde wohl vor allem von Raubfischen und von marinen Reptilien erbeutet. Nautiliden oder andere Cephalopoden dürften ebenfalls als potentielle Konsumenten in Frage kommen. Diese bevorzugen heutzutage die Crustaceen allerdings eher als Aas und fressen den Krebs in der Regel von hinten nach vorne auf, wobei der Cephalothorax dann oft allein übrig gelassen wird (TSHUDY et al. 1989). Derartige Überreste fehlen zwar im Nusplinger Plattenkalk, doch liegt mittlerweile ein Nautiliden-Fund (*Pseudaganides* sp.) vor, dessen letzte Mahlzeit noch zusammen mit dem Kieferapparat in seiner Wohnkammer erhalten ist und tatsächlich aus zerbissenen Resten eines *Antrimpos* (Panzerteile und Pleopoden) besteht.

Der Nusplinger Plattenkalk ähnelt in vielerlei Beziehung dem untertithonischen Plattenkalk von Daiting, in dem allerdings Vertreter der Gattung *Antrimpos* fehlen. Ihre ökologische Nische wird dort offenbar von der Garnele *Bylgia haeberleini* (MÜNSTER) (Abb. 5) eingenommen. Sie besitzt dieselben langen Propoditen am verlängerten dritten Pereiopoden wie *A. undenarius* n. sp., unterscheidet sich von letzterem aber durch einen stark abweichend bedornten Kopfsporn, kräftigere Scheren am ersten Pereiopoden-Paar und ein verkürztes letztes Abdominalsegment. Der Gesamthabitus von *Bylgia haeberleini* ist demjenigen einer *Antrimpos*-Art überaus ähnlich.

5. Beziehungen zwischen *Antrimpos speciosus* und *Antrimpos undenarius*

Die makroskopisch einer Untersuchung zugänglichen Hartteilmerkmale zeigen, daß sich die Nusplinger Vertreter der Gattung *Antrimpos* von solchen aus den Solnhofener Plattenkalken im allgemeinen signifikant unterscheiden, was hier in einer spezifischen Abtrennung zum Ausdruck gebracht wird. Die untertithonische Art *A. speciosus* Münster läßt sich allerdings ohne weiteres von dem stratigraphisch älteren *A. undenarius* n. sp. ableiten. Die Reduktion eines Dorns am Kopfsporn dürfte keine funktionsmorphologische Relevanz besessen haben. Eine alternative Deutung des Unterschieds wäre das Vorkommen vikariierender Subspezies mit übereinstimmender stratigraphischer Verbreitung. Dies ist unwahrscheinlich, weil die räumliche Distanz der süddeutschen Plattenkalkvorkommen kaum ausreichen dürfte, um zwei Populationen voneinander zu isolieren, zumal die Gattung als potentiell nektonisch lebend sicher nicht nur im Bereich über der Plattenkalk-Fazies selbst heimisch war, was erst recht für die Jugendstadien gilt. Die Plattenkalk-Fazies ermöglichte überhaupt erst eine Fossilüberlieferung der vergleichsweise nur gering sklerotisierten Panzer.

Exemplare der Gattung *Antrimpos* aus einem Plattenkalkvorkommen bei Schernfeld (Eichstätter Wanne) zeigen gelegentlich noch 11 dorsale Dornen am Kopfsporn (Taf. 4), doch sind die Propoditen des dritten Pereiopoden deutlich kürzer als bei den typischen Exemplaren von *A. undenarius* n. sp. aus dem Nusplinger Plattenkalk. Die Höhe der Abdominalsegmente ist dagegen größer als bei den typischen Solnhofener Stücken von Langenaltheim, aber auch im Vergleich zu anderen mit einer Herkunft aus der Eichstätter Wanne oder von Zandt. Das Merkmalsgefüge der untersuchten *Antrimpos*-Exemplare von Schernfeld vermittelt somit zwischen *A. undenarius* n. sp. und *A. speciosus*, so daß es sich um Übergangsformen handeln dürfte. Das genaue Fundniveau der Stücke im Solnhofener Plattenkalk von Schernfeld ist zwar nicht bekannt, doch ist die begleitende untertithonische Ammonitenfauna mit *Neochetoceras bous* (Oppel) anstelle von *N. steraspis* (Oppel) wohl älter als diejenige der „Oberen Schiefer" des Solnhofener Plattenkalks von Langenaltheim.

Wir geben hier einer Interpretation der beiden *Antrimpos*-Arten als monophyletische Entwicklung den Vorzug (Abb. 6; vgl. Willmann 1985, Abb. 21). Eine zusätzliche Überprüfung wäre dann möglich, wenn auch aus dem Gebiet der Südlichen Frankenalb *Antrimpos*-Funde mit Ober-Kimmeridgium-Alter bekannt würden. Bislang liegen hierüber jedoch keine Daten vor. Das schon recht gut untersuchte Plattenkalk-Vorkommen von Brunn in Ostbayern lieferte bisher keinen Vertreter der Gattung *Antrimpos* (Röper et al. 1996). In den Plattenkalken der Region von Kelheim, die teilweise ein Ober-Kimmeridgium-Alter besitzen, kommt zwar eine Art der Gattung *Antrimpos* vor (Walther 1904), doch erlaubt der sehr schlechte Erhaltungszustand der uns vorgelegenen Stücke keine sichere Aussage, zu welcher Art diese zu rechnen sind. Immerhin könnte das von Münster (1839, Taf. 23, Fig. 1) als „*Kölga gibba*" abgebildete Stück aus Kelheim aufgrund seiner auffällig hohen Abdominalsegmente mit *A. undenarius* n. sp. übereinstimmen. Aufgrund ihres ungenügenden Erhaltungszustands muß *Kölga gibba* Münster aber als nomen dubium betrachtet werden.

Die Art *Antrimpos speciosus* wurde von Oppel (1863), Walther (1904) und van Straelen (1922) auch aus den Plattenkalken von Cerin in Ostfrankreich angegeben. Belegstücke von diesem Fundort sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München nicht mehr vorhanden. Penaeiden sollen in Cerin sehr selten sein; ein von Bernier (1985) abgebildetes Stück gehört sicher nicht zur *speciosus*-Gruppe, sondern vermutlich zu „*Penaeus*" *meyeri* Oppel.

6. Zur Herkunft und phylogenetischen Stellung von *Antrimpos nonodon*

Der abgebildete Syntypus der von MÜNSTER (1839) aufgestellten Art *Antrimpos nonodon* besitzt im Gegensatz zu *Antrimpos speciosus* nur neun Dornen auf der Dorsalseite seines Kopfsporns. OPPEL (1862) hielt diesen Unterschied nicht für maßgeblich für eine artliche Abtrennung, zumal er annahm, daß der zehnte Dorn bei diesem Stück ursprünglich wohl vorhanden gewesen sei. Eine Nachuntersuchung des gerade im Kopfbereich sehr gut erhaltenen Exemplars (Taf. 6) ergab jedoch, daß sicher auch ursprünglich nicht mehr als neun Dornen vorhanden waren. Präparationsspuren am Kopfsporn zeigen, daß nach dem fehlenden zehnten Dorn vergeblich gesucht worden ist. *Antrimpos nonodon* weicht von *A. speciosus* außerdem durch seine noch viel kürzeren, ausgesprochen grazilen Propoditen am 3. Pereiopoden ab und liegt in diesem Merkmal außerhalb der Variationsbreite von *A. speciosus*, wobei man selbstverständlich gleiche Größenstadien miteinander vergleichen muß. Eine artliche Eigenständigkeit von *A. nonodon* ist deswegen wohl sicher anzunehmen, zumal das Stück auch gar nicht aus dem eigentlichen Solnhofener Plattenkalk stammen soll, sondern aus dem Plattenkalk von Painten (südöstliche Frankenalb), und ein weiterer, heute nicht mehr auffindbarer Syntypus MÜNSTERS angeblich dieselben Merkmale aufwies. Der noch vorhandene Syntypus (Taf. 6) wird hier zwecks Stabilisierung der Art zum Lectotypus designiert.

Das Plattenkalk-Profil von Painten ist biostratigraphisch bislang noch nicht genauer untersucht. Der fragliche bituminöse Abschnitt gehört indes mit Sicherheit einem deutlich älteren Unter-Tithonium an als der eigentliche Solnhofener Plattenkalk (an der Basis des Profils befindet man sich vermutlich im basalen Tithonium), während man eine *Antrimpos*-Art mit stärker reduzierter Zähnelung des Kopfsporns eigentlich erst in viel jüngeren Schichten, wie den Mörnsheimer Plattenkalken von Daiting, erwarten würde. Die dort vorkommende Großgarnelenart *Bylgia haeberleini* (MÜNSTER) besitzt tatsächlich auch nur neun Dornen auf der Dorsalseite des Kopfsporns. Gegenüber typischen *Antrimpos*-Arten besetzen die Dornen jedoch den gesamten Kopfsporn bis zur Spitze. Aufgrund weiterer Unterschiede läßt sich diese Art nicht als Abkömmling von *Antrimpos* deuten; die Zuordnung zu *Bylgia* ist allerdings im Hinblick auf die Typusart der Gattung, *B. spinosa* MÜNSTER, nur als provisorisch anzusehen.

Für die Plattenkalke bei Painten kann ein jüngeres Alter als das der Solnhofen-Formation (Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone) ausgeschlossen werden. Neuere Aufsammlungen verschiedener Privatsammler förderten eigentümlicherweise in Painten keinerlei Reste der Gattung *Antrimpos* mehr zu Tage (freundl. Mitt. M. ROTHGAENGER, Kallmünz). Die Gesteinsausbildung des MÜNSTERschen Originals zeigt eine dunkelgraue Farbe, wie er für die bituminösen Plattenkalke dieses Fundorts typisch ist (MEYER & SCHMIDT-KALER 1993). Bituminöse Plattenkalke in jüngeren Formationen der südlichen Frankenalb unterscheiden sich durch im allgemeinen deutlich rauhere Gesteinsoberflächen, sternförmige, mit Kalzit ausgekleidete Schrumpfungsrisse und einen anderen Querbruch; sie waren zu MÜNSTERS Zeiten außerdem sicher noch nicht aufgedeckt. An der Herkunft des Stücks aus Painten kann deswegen kein Zweifel bestehen. Damit kann *A. nonodon* nicht an die phylogenetische Reihe von *Antrimpos undenarius* n. sp. und *A. speciosus* angeschlossen werden (Abb. 6). Es ist somit davon auszugehen, daß neben diesen häufigen noch weitere, an sehr spezielle Biotope angepaßte *Antrimpos*-Arten verbreitet waren, die

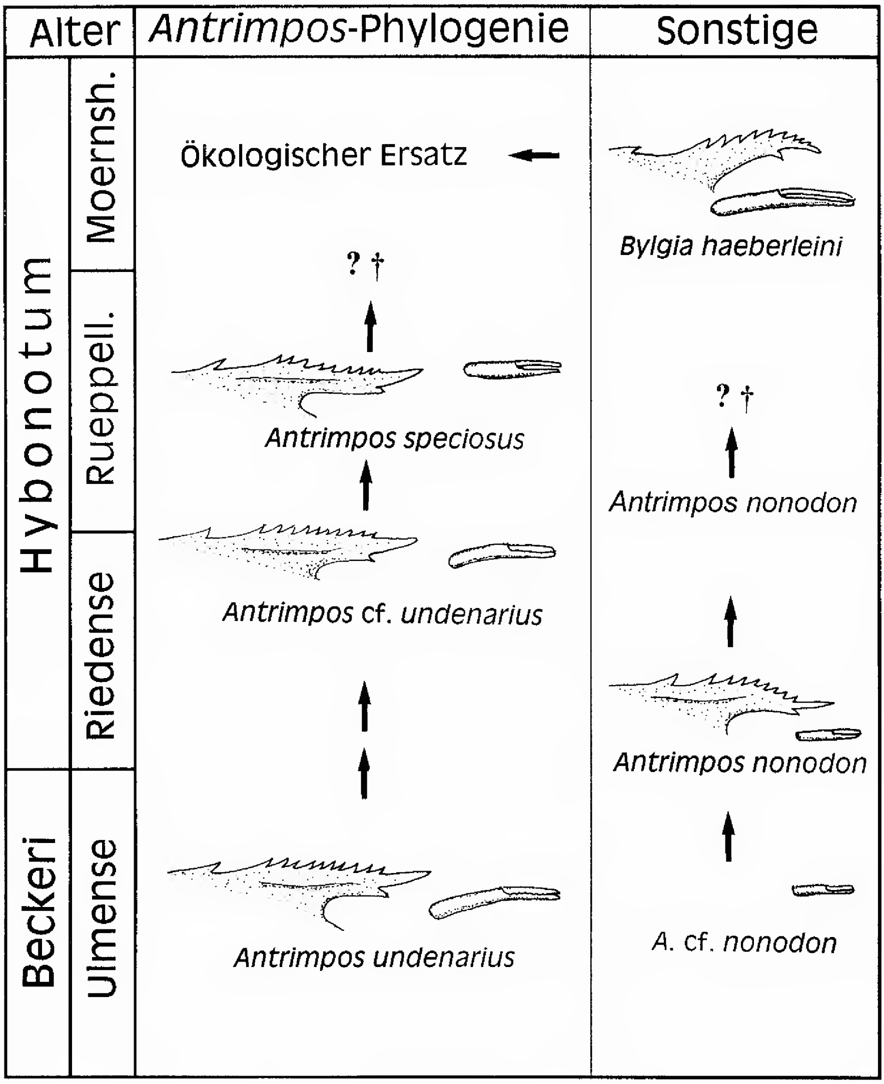

Alter
Antrimpos-Phylogenie
Sonstige
Hybonotum
Beckeri
Moernsh.
Rueppell.
Riedense
Ulmense
Ökologischer Ersatz
? †
Antrimpos speciosus
Antrimpos cf. *undenarius*
Antrimpos undenarius
Bylgia haeberleini
? †
Antrimpos nonodon
Antrimpos nonodon
A. cf. *nonodon*

Abb. 6. Verbreitung und Phylogenie der Gattung *Antrimpos* im höheren Oberjura Süddeutschlands.

jedoch nur ausnahmsweise überliefert sind. Hierauf deutet ein Einzelfund eines sehr grazilen *Antrimpos* mit auffällig kurzer Schere am dritten Pereiopoden aus dem Nusplinger Plattenkalk (Taf. 7). Leider ist bei letzterem der Kopfsporn nicht erhalten, so daß seine Bestimmung nur als *Antrimpos* cf. *nonodon* vorgenommen wurde. Jugendliche Exemplare von *Antrimpos undenarius* n. sp. besitzen bereits 11 Dornen am Kopfsporn, allerdings nur geringfügig längere Scheren am entsprechenden Pereiopoden. Ein weiteres Belegstück von *A. nonodon* wurde jüngst in Material der Privatsammlung U. Resch (Clausthal-Zellerfeld) entdeckt. Es besitzt eine Länge von etwa 21 cm und stammt aus dem Solnhofener Plattenkalk der Gegend von Eichstätt.

Das Beispiel mag zur Warnung davor dienen, lediglich durch Interpretation von hypothetischen Merkmalsveränderungen auf phylogenetische Abläufe schließen zu wollen, ohne die realen zeitlichen Abläufe mit gut datiertem Material zu überprüfen.

7. Conclusions

Antrimpos is a rather common penaeid decapod genus in some Upper Jurassic lithographic limestone deposits of S Germany. At Nusplingen, more than 80 % of all decapod specimens belong to this genus. In this study a succession of chronospecies of this genus is recorded. They mainly differ in the number of spines of the rostrum and the length of the propodite of the third pereiopod. A stratigraphically older chronospecies *Antrimpos undenarius* n. sp. occurs in the Late Kimmeridgian (Ulmense Subzone), whereas the younger one, *A. speciosus* MÜNSTER, comes from the Early Tithonian (Rueppellianum Subzone). Both are linked by intermediate forms which occur in the earliest Tithonian. Interestingly, another species of the genus *Antrimpos*, *A. nonodon* MÜNSTER, although morphologically very close is obviously not related to this chronocline. *A. nonodon* MÜNSTER is very scarcely recorded from the Lower Tithonian of Franconia. A cf.-specimen comes from the late Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone.

In the later Early Tithonian the palaeoecological niches of *Antrimpos* were probably occupied by the homoeomorphic *Bylgia haeberleini* (MÜNSTER).

The stages of preservation and decay are documented for *Antrimpos undenarius* n. sp. from the Nusplingen Lithographic Limestone. According to several anatomic features like the elongated third pereiopod, the moderately long antennae and the well developed eyes, *Antrimpos* is interpreted to be a benthic form which lived mainly in shallower areas and which was able to swim actively. *Antrimpos* produced faecal pellets which contain plant debris and sometimes left traces of its uropods on the seafloor („*Telsonichnus*"). *Antrimpos* was mainly predated by fishes and marine reptiles; one example is recorded from the preserved crop content of a fossil nautilid.

8. Literatur

BALSS, H. (1923): Studien an fossilen Decapoden. – Paläont. Z., **5**: 123–147, 13 Abb.; Berlin.

BANTEL, G., SCHWEIGERT, G., NOSE, M. & SCHULZ, H.-M. (1999): Mikrofazies, Mikro- und Nannofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **279**: 1–55, 12 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

BERNIER, P. (1985): Cerin. Une lagune tropicale au temps des dinosaures. 136 S., zahlr. Abb.; Lyon (Muséum de Lyon).

BEURLEN, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. – Palaeontographica, **70**: 115–278, 3 Taf., 31 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. (1998): 140 Millionen Jahre ans Tageslicht gebracht – Fossilfunde aus dem Nusplinger Plattenkalk von Egesheim. – *In*: Gemeinde Egesheim (Hrsg.): Egesheimer Heimatbuch, S. 11–21, 7 Abb.; Horb (Geiger).

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., BANTEL, G. & HUGGER, R. (1999): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1998. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **155**: 27–39, 4 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (2000): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1999. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **156**: 5–26, 6 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ZÜGEL, P. & HUGGER, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74, 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (1999): Ein Nautilus mit in-situ liegendem, vollständigem Kieferapparat aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, SW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **211**: 75–87, 5 Abb.; Stuttgart. – [1999a]

– & – (1999): Der Nusplinger Plattenkalk und seine Fossilien (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) (Exkursion N am 10. April 1999). – Jber. Mitt. oberrhein. Geol. Ver., N. F., **81**: 157–171, 7 Abb.; Stuttgart. – [1999b]

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

ENAY, R., BERNIER, P., BARALE, G., BOURSEAU, J.-P., BUFFETAUT, É., GAILLARD, C., GALL, J.-C. & WENZ, S. (1994): Les ammonites des calcaires lithographiques de Cerin (Ain, France): stratigraphie et taphonomie. – Geobios, Mém. spéc., **16**: 25–36, 4 Taf., 1 Tab.; Lyon.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 3. Aufl. XXX+645 S., 6 Taf., 261 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

ETTER, W. (1994): A new penaeid shrimp (*Antrimpos mirigiolensis* n. sp., Crustacea, Decapoda) from the Middle Triassic of the Monte San Giorgio (Ticino, Switzerland). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1994**: 223–230, 2 Abb.; Stuttgart.

FÖRSTER, R. (1967): Zur Kenntnis natanter Jura-Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 157–174, 1 Taf., 5 Abb.; München.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K.-A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

GLAESSNER, M. F. (1929): Fossilium Catalogus, I. Animalia, 41, Crustacea decapoda. 464 S.; Berlin (Junk).

– (1969): Decapoda. – *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4/2: 399–651, 181 Abb.; Boulder/Colorado (University of Kansas and Geol. Soc. of America).

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MEYER, R. K. F. & SCHMIDT-KALER, H. (1993): Schwarze Kalke im Weißen Jura (Über die Bitumenfazies im Malm der Südlichen Frankenalb). – Geologica Bavarica, **97**: 155–166, 8 Abb., 1 Tab.; München.

MÜNSTER, G. v. (1839): Decapoda Macroura. Abbildung und Beschreibung der fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. – Beitr. Petrefactenkde., **2**: 1–88, 30 Taf.; Bayreuth.

OPPEL, A. (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1877): Begleitworte zur Geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblätter Balingen und Ebingen. 48 S.; Stuttgart.

– (1883–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl. 608 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

PLOTNICK, R. E. (1986): Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. – Palaios, **1**: 286–293; Lawrence/Kansas.

PLOTNICK, R. E., BAUMILLER, T. & WETMORE, K. L. (1988): Fossilization potential of the mud crab *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **63**: 27–44, 4 Abb., 7 Tab.; Amsterdam.

Röper, M., Rothgaenger, M. & Rothgaenger, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Schweigert, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks (1823–1997). – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998a]

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1998b]

– (2000): News about Jurassic eryonid decapods (Coleiidae, Eryonidae) from Southern Germany. – *In*: 1st Workshop on Mesozoic and Tertiary Decapod Crustaceans, Extended abstracts. – Studi e Ricerche, 63–65, 2 Abb.; Montecchio Maggiore/Vicenza.

Schweigert, G. & Dietl, G. (1999): Neubeschreibung von „*Eryon longipes* O. Fraas“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **274**: 1–19, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart. – [1999a]

– & – (1999): Die Crustaceen des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Terra Nostra, **99**/8: 75; Berlin.

Schweigert, G., Dietl, G. & Röper, M. (2000): Die Panzerkrebse der Familie Erymidae van Straelen (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **285**: 1–25, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Schweizer, V. (1994), unter Mitarbeit von Franz, M., Müller, S. & Münzing, K.: Geol. Kt. Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen Bl. 7819 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg i. Br. & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

Tshudy, D. M., Feldmann, R. M. & Ward, P. D. (1989): Cephalopods. Biasing agents in the preservation of lobsters. – J. Paleont., **63**: 621–626, 5 Abb.; Lawrence/Kansas.

van Straelen, V. (1922): Les Crustacés décapodes du Portlandien de Cerin-Marchampt (Ain). – Comptes Rend. Acad. Sci. Paris, **175**: 1224–1226; Paris.

Walther, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – Jenaische Denkschriften, **11**: 133–214, 1 Taf., 21 Abb.; Jena.

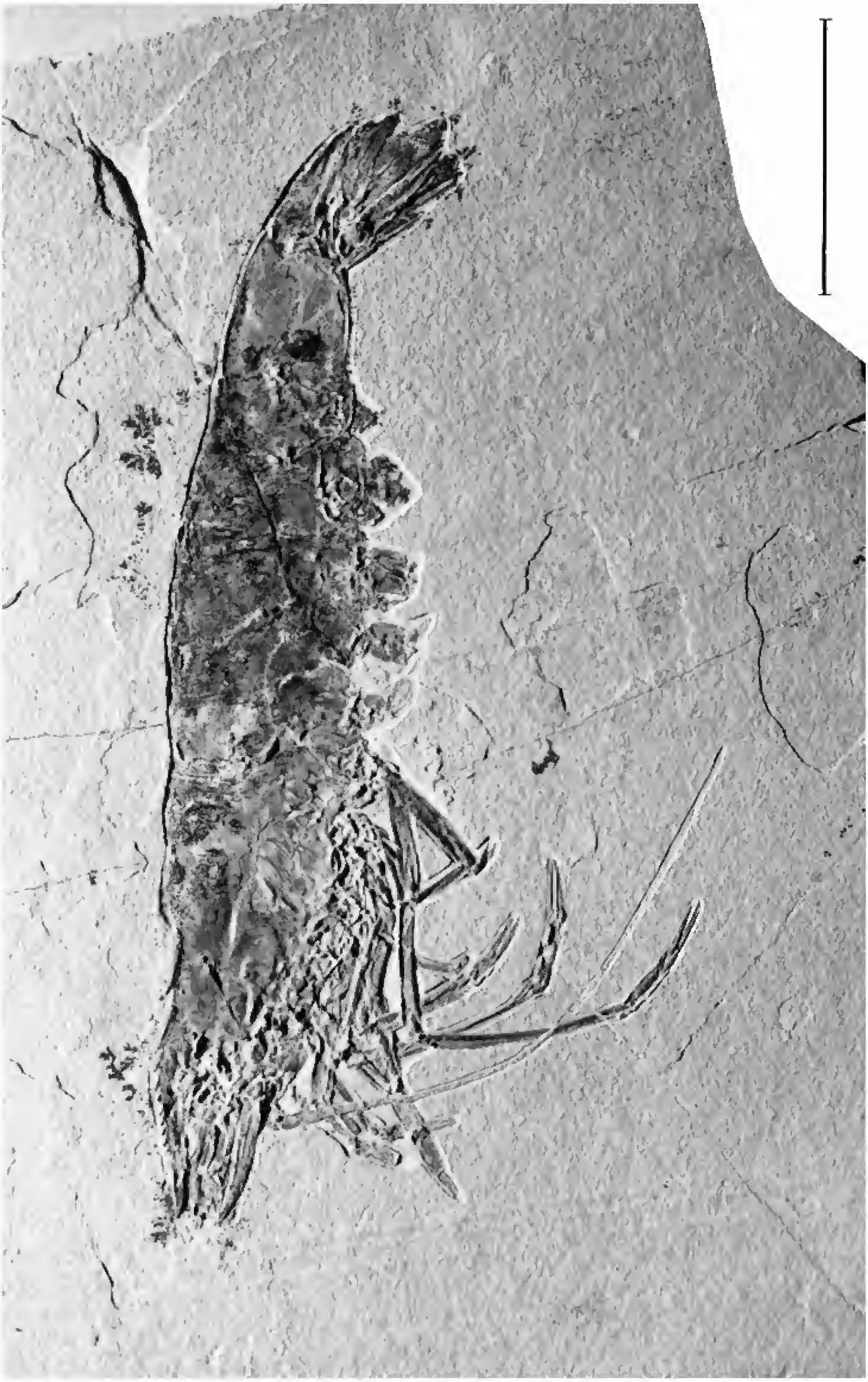
Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 207 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

Tafel 1

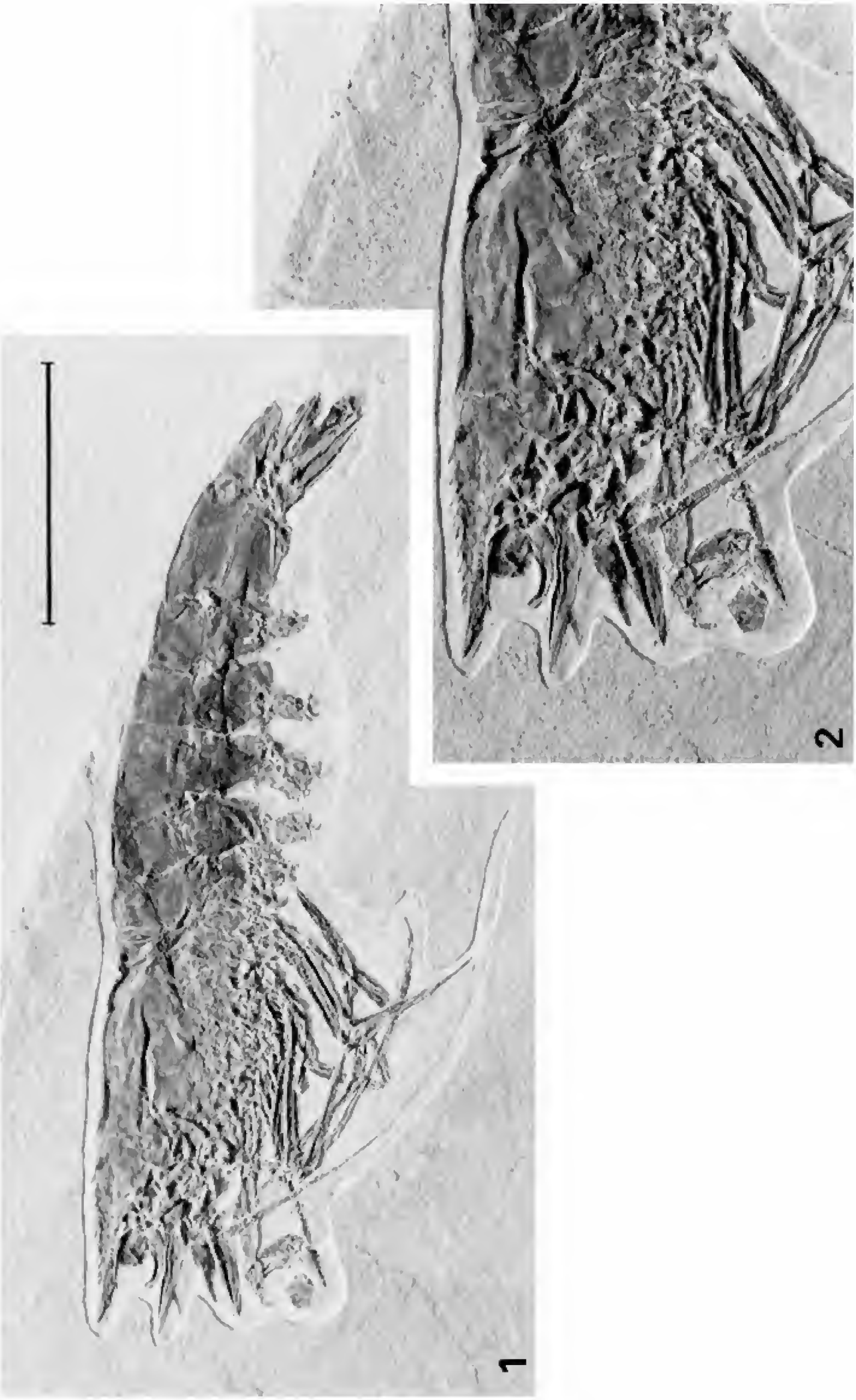
Antrimpos undenarius n. sp., Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 64334 (Grabung Museum 1996). – Maßstab 5 cm.



Tafel 2

Fig. 1. *Antrimpos undenarius* n. sp., Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 62867 (Grabung Museum 1995). – Maßstab 5 cm.

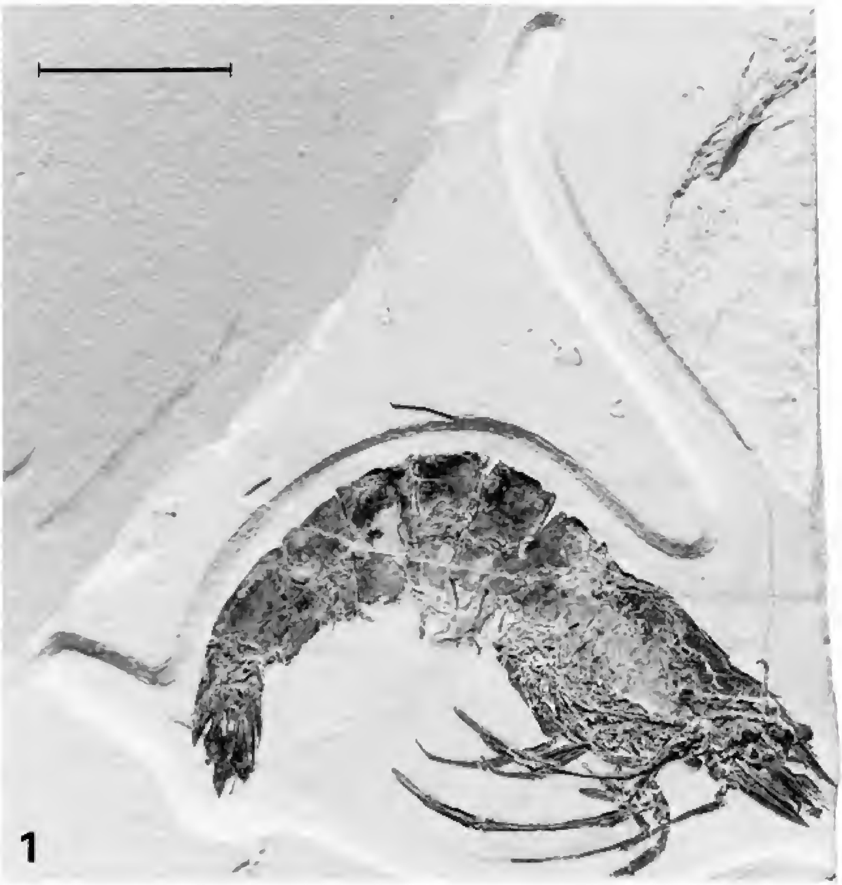
Fig. 2. Detailansicht von Fig. 1.

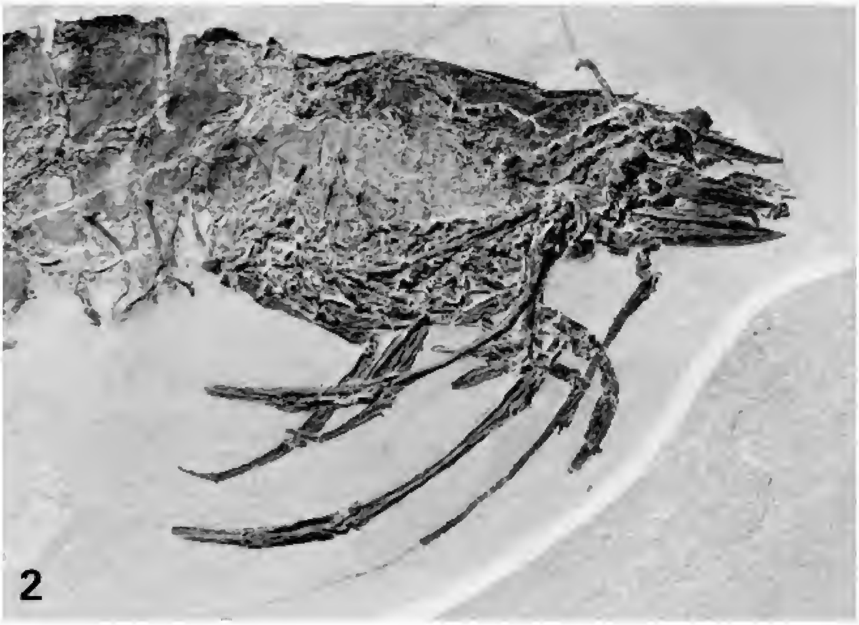

2
1

Tafel 3

Fig. 1. *Antrimpos undenarius* n. sp., Exuvie mit vollständig erhaltenem zweiten Antennenpaar. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 65–70 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 62768/1 (Grabung Museum 1994). – Maßstab 5 cm.

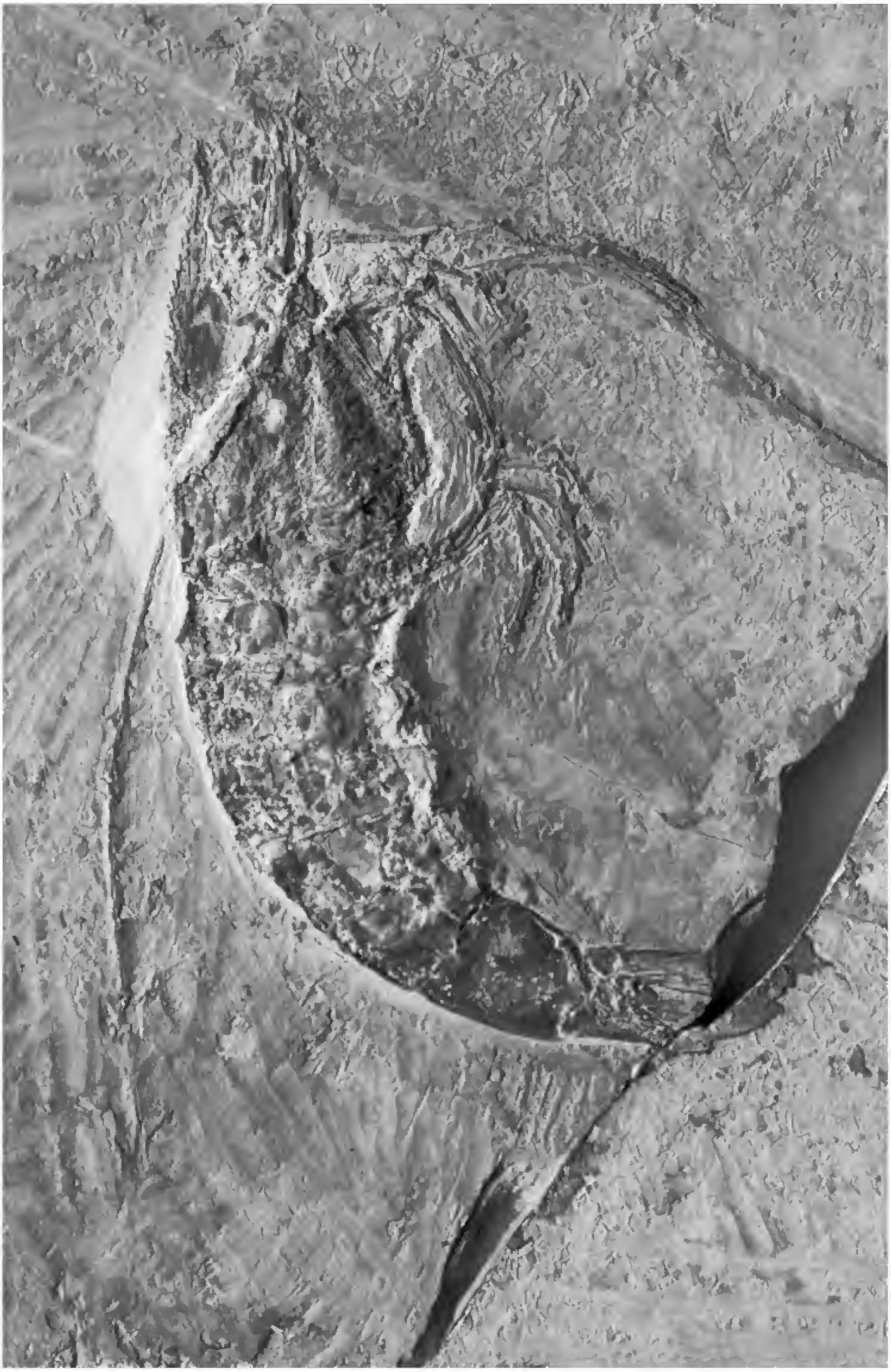
Fig. 2. Detailansicht von Fig. 1.


1


2

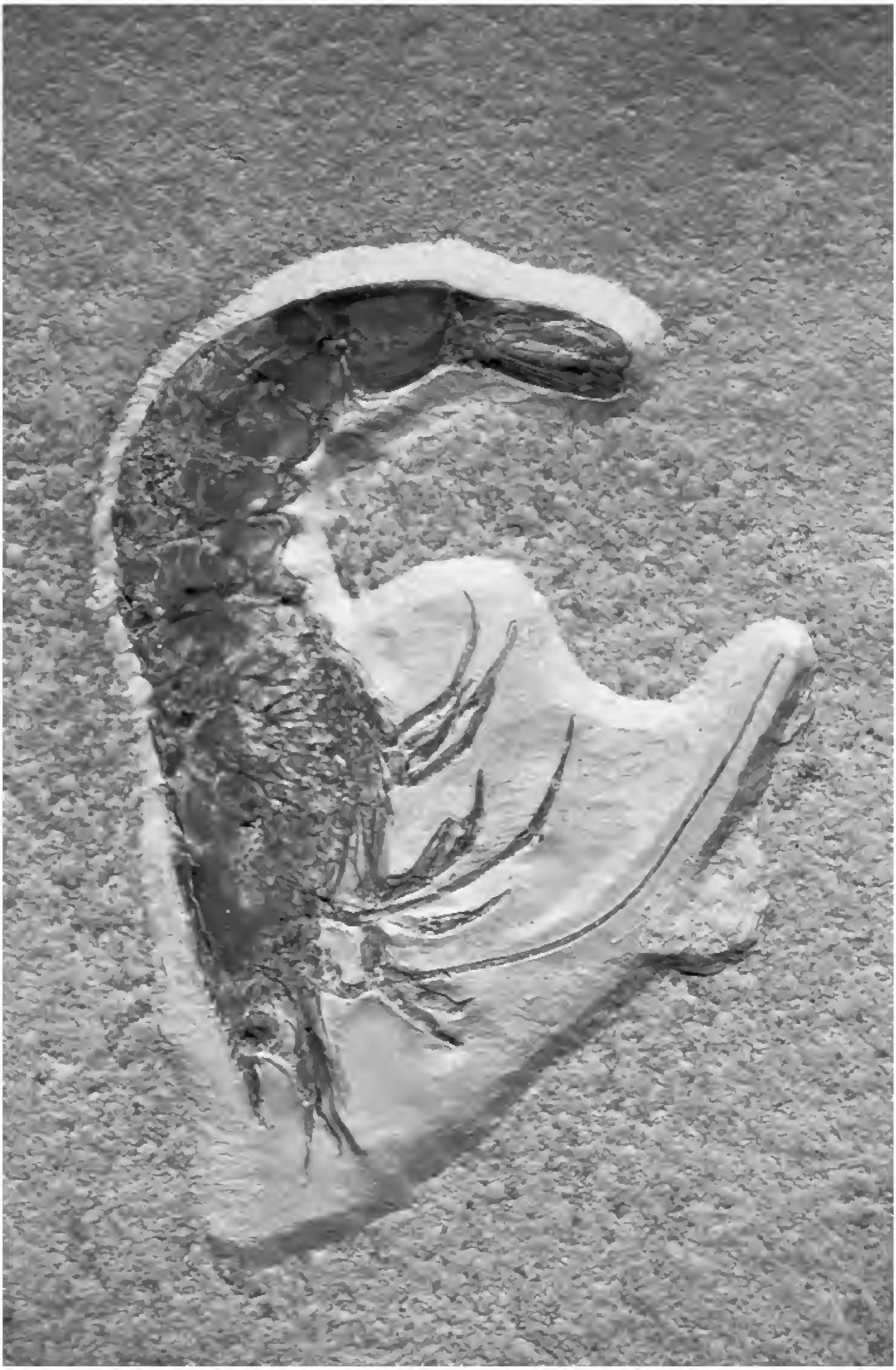
Tafel 4

Antrimpos cf. *undenarius* n. sp.; Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Schernfeld bei Eichstätt (genauer Fundort und Fundschicht unbekannt); BSPM Inv.-Nr. 1963 XXIII 591. – Länge 18 cm.



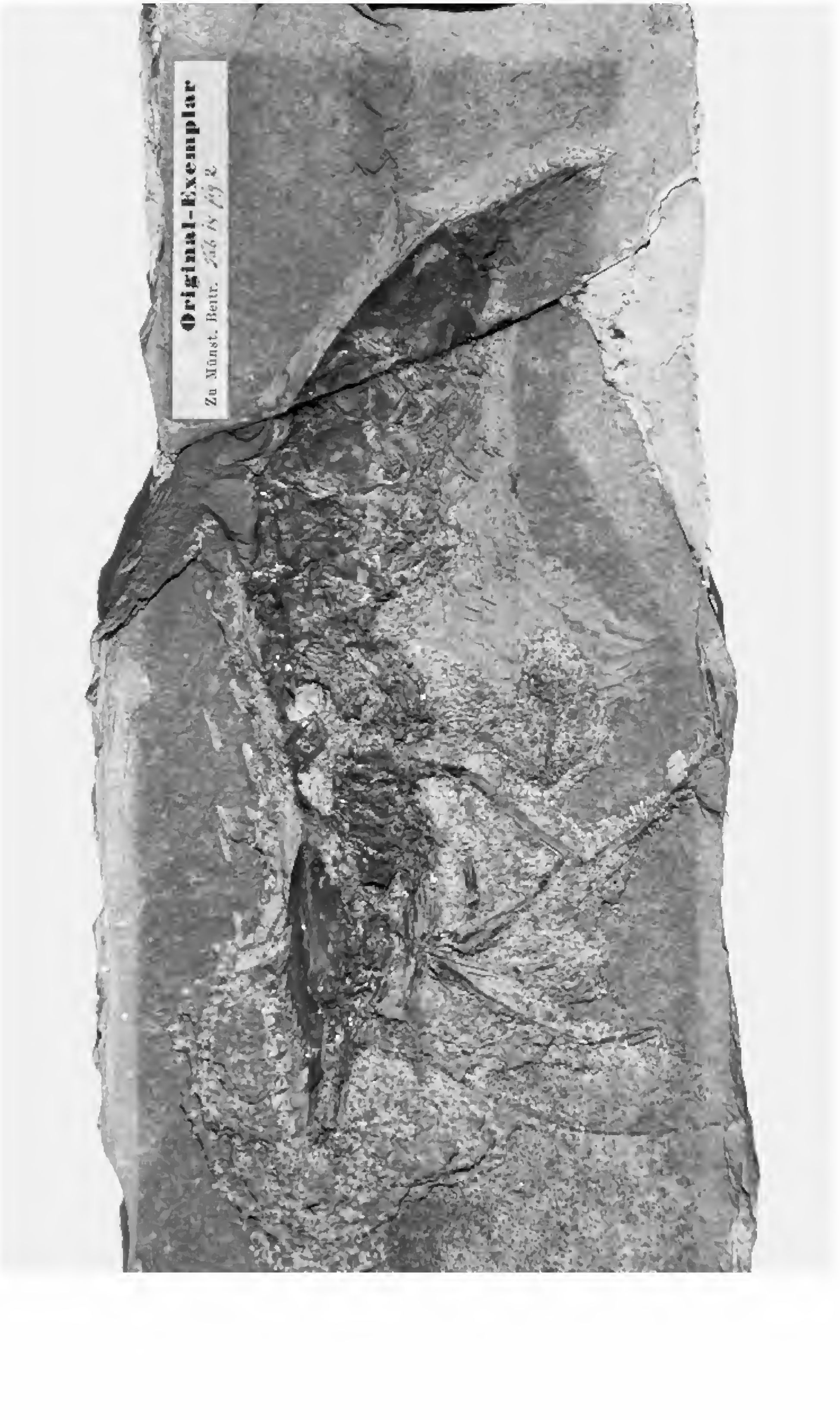
Tafel 5

Antrimpos speciosus MÜNSTER; Solnhofener Plattenkalk, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Eichstätt; NMB Inv.-Nr. MB. A. 395. – Länge 18 cm.



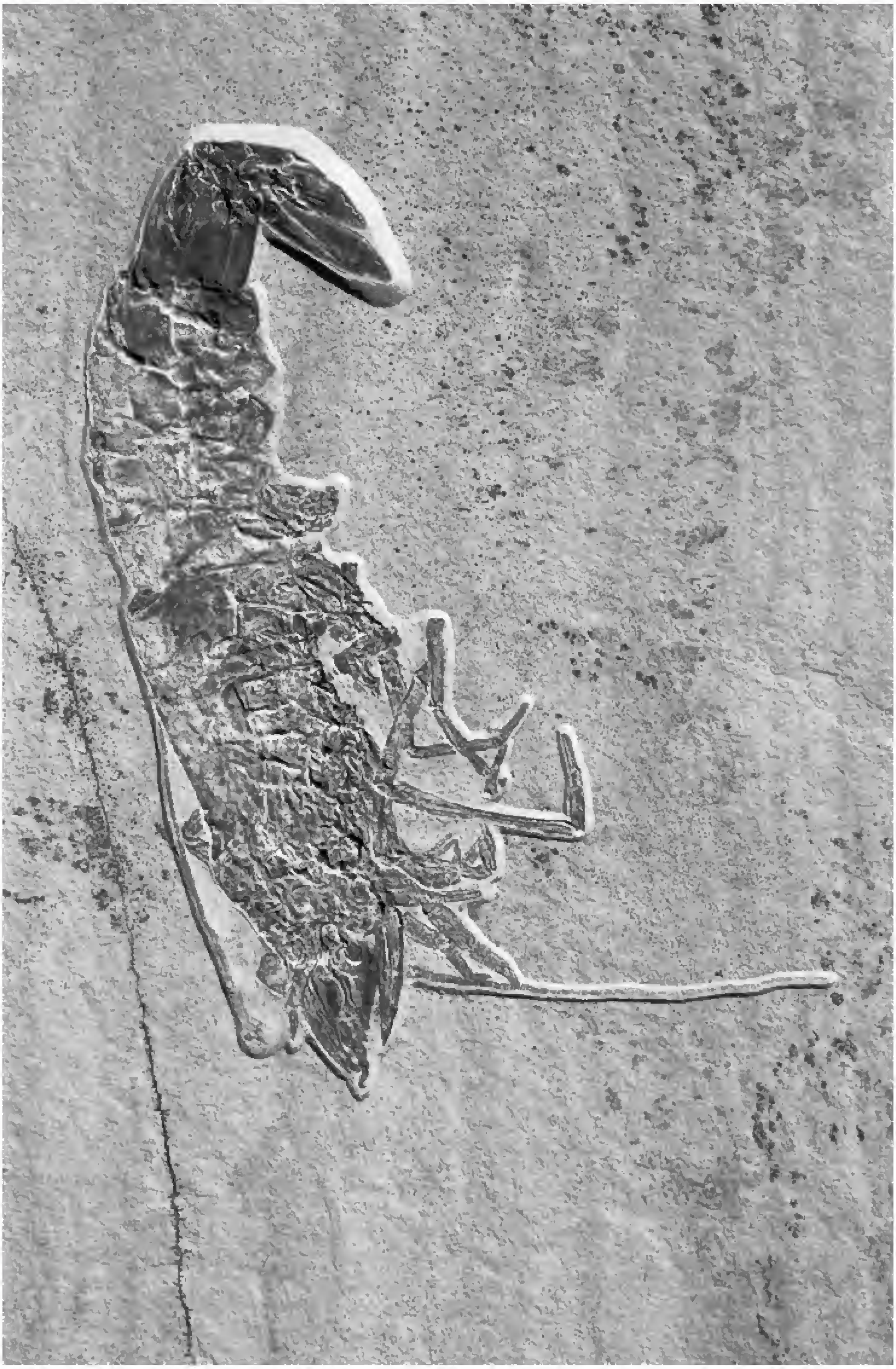
Tafel 6

Antrimpos nonodon MÜNSTER, Lectotypus (= Original zu MÜNSTER 1839, Taf. 18, Fig. 2). Painten, basales Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Riedense-Subzone; BSPM Inv.-Nr. AS VII 692. – Länge 15 cm.


Original-Exemplar
Zu Münst. Beitr. Tab 14 fig 2

Tafel 7

Antrimpos cf. *nonodon* MÜNSTER. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht L, 10–20 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 64519 (Grabung Museum 2000). – Länge 13,5 cm.

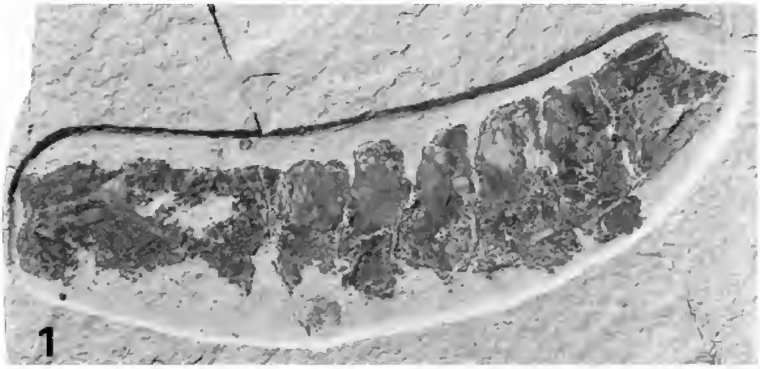


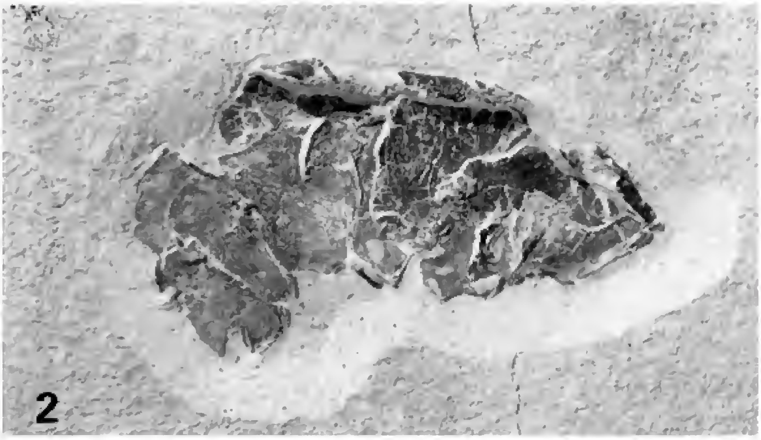
Tafel 8

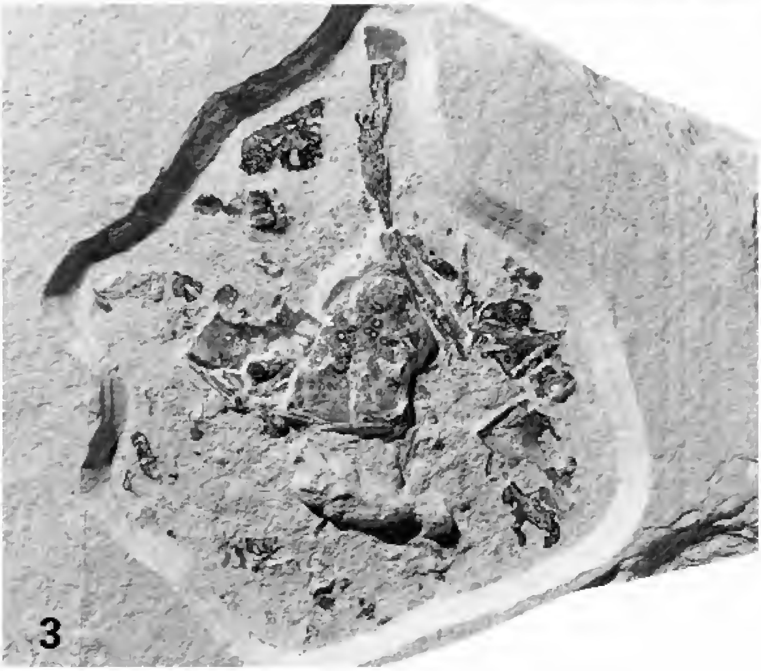
Fig. 1. *Antrimpos* sp., stark destruierte Exuvie. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 75–78 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 63829 (Grabung Museum 1996). – x 3/4.

Fig. 2. *Antrimpos* sp., zerbissener Panzerrest. Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk3, 0–10 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 63282 (Grabung Museum 1993). – x 1.

Fig. 3. Phosphoritischer Koprolith mit Panzerresten von *Antrimpos*, rundliche Fraßspuren enthaltend. Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v.o.; SMNS Inv.-Nr. 64526 (Grabung Museum 1999). – Maßstab 2 cm.


1


2


3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 308	17 S., 1 Taf., 3 Abb.	Stuttgart, 30. 11. 2001

Neufunde von *Pannoserpula pannosa* (Quenstedt, 1857) (Polychaeta, Serpulidae) aus den Korallenkalken (Ober-Kimmeridgium) von Nattheim und Gerstetten (Schwäbische Alb)

New records of *Pannoserpula pannosa* (QUENSTEDT, 1857) (Polychaeta, Serpulidae) from the coral limestones (Upper Kimmeridgian) of Nattheim and Gerstetten (Swabian Alb)

Von Manfred Jäger, Dotternhausen, Martin Kapitzke, Stuttgart,
und Markus Rieter, Stuttgart

Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen

Summary

New records of *Serpula pannosa* QUENSTEDT, 1857 from the coral limestones (Upper Kimmeridgian) of Nattheim and Gerstetten/Swabian Alb are described. The sinistral, compact spiral shell, which is known since long time, is followed by a long, steeply erect, cork-screw-shaped final tube part. Such a "cork-screw" is also known in fossil and living serpulid tubes, especially in the much smaller spirorbids. In the spirorbids, the "cork-screw" protects the animal from being covered by sediment. However, in the large *S. pannosa* the "cork-screw" enables the animal to elevate itself rapidly towards food supply and prevents the animal from being overgrown by space-competing organisms.

The tube shape of *Serpula pannosa* is similar to serpulid tubes as well as to the shells of vermetid gastropods. The systematic relationship of *Serpula pannosa* is discussed. The non-spiral initial tube part characteristic of non-spirorbid serpulids was not detected in *Serpula pannosa*. However, it was found in the similar species *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831 from the Oxfordian of the Swiss Jurassic. Moreover, the symbiont *Protulophila gestroi* ROVERETO, 1901, which is specialized to live with serpulids, was found in *Serpula spiralis*. Therefore there is no doubt that *Serpula spiralis* is a serpulid, and very probably *Serpula pannosa* is a serpulid, too.

For *Serpula pannosa* and *Serpula spiralis* the genus name *Pannoserpula* n. g. is introduced (type species: *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831).

Zusammenfassung

Neufunde von *Serpula pannosa* QUENSTEDT, 1857 aus den Korallenkalken (Ober-Kimmeridgium) von Nattheim und Gerstetten/Schwäbische Alb werden beschrieben. An das schon lange bekannte, linksgewundene, kompakte Spiralgehäuse schließt sich ein langer, steil aufgerichteter, korkenzieherförmiger Endabschnitt an. Ein solcher „Korkenzieher" ist auch von fossilen und rezenten Serpulidenröhren bekannt, und zwar vor allem von den wesentlich kleineren Spirorbiden. Bei ihnen verhindert der „Korkenzieher", daß das Tier von Sediment verschüttet wird. Der großen *S. pannosa* dagegen ermöglicht der „Korkenzieher" ein schnelles Höhenwachstum, der Nahrung entgegen, und verhindert, daß das Tier von anderen Organismen, die um Siedlungsraum konkurrieren, überwachsen wird.

Die Röhrenform von *Serpula pannosa* erinnert sowohl an Serpulidenröhren als auch an die Gehäuse vermetider Gastropoden. Die systematische Zugehörigkeit von *Serpula pannosa* wird diskutiert. Der für nichtspirorbide Serpuliden charakteristische nichtspiralige Anfangsabschnitt konnte zwar bei *Serpula pannosa* nicht nachgewiesen werden, ist jedoch bei der ähnlichen Art *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831 aus dem Oxfordium des Schweizer Juras vorhanden. Bei *Serpula spiralis* wurde auch der auf Serpuliden spezialisierte Symbiont *Protulophila gestroi* ROVERETO, 1901 nachgewiesen, so daß an der Zuordnung von *spiralis* zu den Serpuliden kein Zweifel besteht und eine ebensolche Zuordnung von *pannosa* sehr wahrscheinlich ist.

Für *Serpula pannosa* und *Serpula spiralis* wird der Gattungsname *Pannoserpula* n. g. eingeführt (Typusart: *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831).

1. Einleitung

QUENSTEDT beschrieb im „Jura" (1857) eine großwüchsige, trochospiralig gewundene Serpuliden-Art aus dem „Weißjura epsilon" (nach heutiger Terminologie Obere Massenkalk-Formation, sich verzahnend mit der Zementmergel-Formation) von Nattheim, gab eine seitenverkehrte Zeichnung von ihr und benannte sie *Serpula pannosa*. Derselbe Autor beschrieb später diese Art unter demselben Namen in den „Gasteropoden" (1881–1884), ordnete sie jedoch diesmal den Vermetidae, also einer Gastropoden-Familie, zu und gab zwei Zeichnungen davon, diesmal seitenkorrekt. Die beiden noch heute in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Tübingen existierenden Originale waren mit Sicherheit die Vorlagen zu diesen Zeichnungen.

Die Zeichnungen sind idealisiert, denn bei beiden Originalfossilien ist der Vorderabschnitt oben stark beschädigt. Möglicherweise dienten beide Exemplare gemeinsam als Vorlage für diese Zeichnungen.

Die beiden Originalfossilien waren bis vor kurzem die wohl einzigen bekannt gewordenen Exemplare – obwohl die Art großwüchsig ist und einem Sammler kaum entgehen dürfte. Bereits dies läßt auf die Seltenheit von *Serpula pannosa* schließen.

In der folgenden Literatur blieb diese Art weitgehend unerwähnt. MØRCH (1863: 455) führte sie kurz in einer Artenliste unter dem Gattungsnamen *Serpula* auf. ENGEL (1908: 456) listete sie ebenfalls nur auf. PARSCH (1954, 1956) erwähnte *Serpula pannosa* in seiner Monographie der südwestdeutschen Jura-Serpuliden nicht – weder als selbständige Art noch in den Synonymielisten anderer Arten. Dies ist leicht verständlich, denn das von PARSCH bearbeitete Material stammt ganz überwiegend aus Schlämmrückständen von Mikroproben, berücksichtigte also im wesentlichen häufige und kleinwüchsige Arten aus Gesteinen, die sich mit Wasser oder Wasserstoffperoxid aufbereiten ließen. *Serpula pannosa* aber ist selten, großwüchsig und muß, sofern nicht die natürliche Verwitterung das umgebende Gestein entfernt hat, mit Säure aus massivem Kalkstein herausgeätzt werden. Dagegen führte PARSCH (1956) die mit *Serpula pannosa* verwandte *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831 in seiner Synonymieliste von *Serpula (Cycloserpula) gordialis* (VON SCHLOTHEIM) 1820 auf – eine Auffassung, der nicht gefolgt werden kann.

1987 wurde QUENSTEDTS „Jura“ als Nachdruck wiederveröffentlicht, wobei die Tafel-Legenden von A. E. RICHTER revidiert wurden. RICHTER stellte *Serpula pannosa* zu *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831, deren Typusserie Material von Muggendorf, Nattheim und Heidenheim umfaßt. Tatsächlich hat *Serpula spiralis* Ähnlichkeit mit *Serpula pannosa* und liefert wichtige zusätzliche Argumente für die Stellung beider Arten bei den Serpuliden (siehe unten). *Serpula spiralis* und *pannosa* sind aber zwei selbständige Arten innerhalb einer einzigen Gattung.

Die in nahezu industriellem Maßstab durchgeführte Sammel- und Ätztätigkeit der Präparatoren M. KAPITZKE und M. RIETER vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart erbrachte 18 weitere *Serpula pannosa*-Exemplare aus Nattheim und Gerstetten. Diese Neufunde liefern nicht nur zusätzliche und exaktere Daten zu Fundorten und Stratigraphie, sondern zeigen auch wesentliche Röhrenmerkmale, die bei den QUENSTEDT-Originalen nicht vorhanden sind.

Bei den QUENSTEDT-Originalen ist der Vorderabschnitt beschädigt. Im Unterschied dazu zeigen die neuen Funde, daß adulte Exemplare bei guter Erhaltung einen langen korkenzieherförmigen, steil nach oben gerichteten Endabschnitt aufweisen. Dieser ließ erneut die alte Vermutung aufkommen, daß es sich bei *Serpula pannosa* um einen vermetiden Gastropoden anstatt um eine Serpel handeln könnte, was in Anbetracht des hohen geologischen Alters ungewöhnlich wäre – Vermetiden sind bisher erst ab der Ober-Kreide bekannt. Seit SCHMIDT (1951) gilt die Röhrenstruktur als sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Invertebraten-Gruppen. Gerade diese ist allerdings aufgrund der völligen Umkristallisation bei allen vorliegenden Exemplaren nicht mehr erkennbar – die Verkieselung der ursprünglich aus Kalziumkarbonat bestehenden Röhren ermöglicht ja überhaupt erst das Herausätzen der Fossilien aus dem massivem Kalkstein. Eingehende Untersuchungen (siehe unten) bestätigten dann aber doch mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit die Zugehörigkeit von *Serpula pannosa* zur Familie Serpulidae RAFINESQUE, 1815.

Dank

Besonderer Dank gilt Herrn J. Hoffmann, Gerstetten und Herrn R. Schwarz, Gussenstadt, die uns über jede Veränderung der aktuellen Aufschlußsituation im Fundgebiet auf dem Laufenden halten und tatkräftig bei der Bergung der zumeist schweren Korallenkalkblöcke behilflich sind.

Wertvolle Hinweise gaben Dipl.-Geol. H.-J. Niederhöfer, Stuttgart, und Prof. Dr. K. Bandel, Hamburg.

Frau A. Zbinden, Ipsach (Schweiz), stellte eine Röhre von *Pannoserpula spiralis* mit *Protuphila*-Befall zur Verfügung.

Dr. G. Bloos und Dr. G. Schweigert, beide Stuttgart, danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskripts mit Überarbeitung der stratigraphischen Begriffe.

Für die Übernahme der Fotoarbeiten danken wir Herrn M. Boller, Stuttgart.

2. Vorbemerkungen zur Systematik

Für die Bearbeitung, Beschreibung und Deutung des alten und neuen Materials war es nötig, die Nomenklatur von „*Serpula*“ *pannosa* kritisch zu prüfen. Nach umfangreicher Recherche ist der Artname *pannosa* in der Kombination mit dem Gattungsnamen *Serpula* sehr wahrscheinlich nicht von einem älteren Homonym präokkupiert – ein Problem, das bei zahlreichen anderen gängigen Serpulidennamen aufgetreten ist. Auch sonst sind keine Einwände gegen die Gültigkeit des Artnamens erkennbar.

Problematisch ist dagegen der Gattungsname *Serpula* LINNÉ, 1758. In der Paläontologie wird er, abgesehen von einigen neueren systematisch-nomenklatorischen Spezialarbeiten über fossile Serpuliden, meist als Sammelbegriff für viele oder alle Serpuliden angewendet im Sinne von: „Familie Serpulidae, Gattung unbekannt“. Analoge Beispiele für derartige Sammelgattungen sind bzw. waren „*Rhynchonella*“, „*Terebratula*“ und „*Ammonites*“.

In der Rezent-Zoologie wird die Gattung *Serpula* hingegen wesentlich anders verstanden. Die Gattung in diesem Sinn umfaßt lediglich eine kleine Anzahl der zahlreichen, auf mehrere Gattungen verteilten Arten der Familie Serpulidae. Rezente *Serpula*-Exemplare lassen sich anhand von Merkmalen des Weichkörpers und des Operculums von anderen Gattungen unterscheiden, wohingegen die Röhre gerade bei *Serpula* sensu stricto kaum taugliche Merkmale zur Gattungsabgrenzung besitzt. Nur in den wenigen Fällen, wo eine (meist tertiärzeitliche) fossile Art hinreichend Ähnlichkeit mit einer ganz bestimmten rezenten Art der Gattung *Serpula* hat, ist auch in der Paläontologie die Zuordnung zur Gattung *Serpula* vertretbar.

Besonders bei Jura-Serpuliden besteht oft das Problem, daß sich eine fossile Art zwar morphologisch mehr oder weniger gut definieren und gegen andere Formen abgrenzen läßt, aber – abgesehen von der obsolet gewordenen „*Serpula*“ – kein geeigneter Gattungsname zur Verfügung steht. Sofern sich die betreffende Jura-Art nicht sinnvoll einer bereits aus Kreide, Tertiär oder rezent bekannten Gattung zuordnen läßt, stehen für sie im wesentlichen nur die wenigen von PARSCH (1954, 1956) eingeführten Gattungsnamen zur Verfügung (von ihm als Untergattungen der Sammelgattung *Serpula* aufgestellt). Die Systematik von PARSCH ist künstlich; er hat die Röhren nach ihrem Querschnitt, d. h. nach der Anzahl ihrer Längskanten, -kiele oder -kämme gegliedert.

Folgt man seiner Systematik, so müßte man *Serpula pannosa* zu *Cycloserpula* stellen. Aber die Typusart von *Cycloserpula*, *Serpula flaccida* GOLDFUSS, 1831, gehört zur Gattung *Glomerula* BRÜNNICH NIELSEN, 1931. Zudem ist *flaccida* ein subjektives jüngeres Synonym von *Serpulites gordialis* VON SCHLOTHEIM, 1820, der Typusart von *Glomerula*. Somit ist *Cycloserpula* PARSCH, 1956 ein jüngeres subjektives Synonym von *Glomerula* BRÜNNICH NIELSEN, 1931. *Glomerula* (übrigens eine Angehörige der Familie Sabellidae und nicht der Serpulidae; JÄGER, in Vorbereitung) ist von *Serpula pannosa* deutlich verschieden; *Serpula pannosa* kann also nicht der Gattung *Cycloserpula* = *Glomerula* zugeordnet werden. Die Unterschiede sind so auffällig, daß sich ein näherer Vergleich erübrigt.

Da offenbar auch sonst kein geeigneter Gattungsname für *pannosa* existiert, wird für sie und für die nahe verwandte Art *spiralis* hier der neue Gattungsname *Pannoserpula* aufgestellt.

3. Systematischer Teil

Familie Serpulidae RAFINESQUE, 1815

Gattung *Pannoserpula* n. g.

Typus-Art: *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831.
Weitere Art: *Serpula pannosa* QUENSTEDT, 1857.
Derivatio nominis: Wortkombination aus *pannus* (lat.) = Stück Tuch, Lappen, Lumpen, grober Mantel (für den lappenartigen Saum an der Röhrenbasis) und dem bekannten (Sammel-)Gattungsnamen *Serpula*, der auf die Zugehörigkeit zur Familie Serpulidae hinweisen soll.

Diagnose und Beschreibung. – Röhre großwüchsig, dünnwandig, rund, ohne erhabene Längsornamente. Zunahme des Röhrendurchmessers mäßig schnell. Die Röhre beginnt mit geradem, schwach gebogenem oder geschlängeltem Verlauf, der allerdings nur bei sehr guter Erhaltung zu erkennen ist. Danach ist die Röhre als zumeist linksgewundene Spirale ausgebildet. Die Spirale ist über mehrere Windungen am Fremdsubstrat festgeheftet, eine Basisfläche bildend. Beim weiteren Wachstum entfernt sich die Spirale vom Fremdsubstrat und haftet dann an der jeweils vorhergehenden Windung. Das Festwachsen am Substrat bzw. an der vorhergehenden Windung erfolgt mit einem breiten, lappenförmigen Basalsaum. Dieser Saum ist durch eine Konkavität etwas von der übrigen Röhre abgesetzt. Im Alter gibt die Röhre den Kontakt zur vorhergehenden Windung auf und schraubt sich nunmehr korkenzieherförmig über dem Spiralgehäuse steil in die Höhe, wobei der Windungssinn des Spiralgehäuses auch im korkenzieherförmigen Altersabschnitt beibehalten wird.

Vergleich. – Relativ ähnlich ist die Gattung *Parsimonia* REGENHARDT, 1961 aus der Kreide. Die Röhre ist ebenfalls groß, rund, dünnwandig und kaum ornamentiert, hat manchmal einen breiten Saum und neigt zur Schlingen- und manchmal auch zur Spiralbildung. Allerdings kommt ein so regelmäßig geformtes, relativ schlankes Spiralgehäuse wie bei *Pannoserpula* in der Regel nicht vor, und ein korkenzieherförmiger Endabschnitt ist unbekannt.

Von den in der Kreide bis in das Eozän formenreich vertretenen Rotularien beginnt die Gattung *Rotulispira* CHIPLONKAR & TAPASWI, 1973 (syn.: *Praerotularia* LOMMERZHEIM, 1979) bereits im Jura. Sie hat bezüglich Größe, fehlendem erhabenen Längsornament und obligatorischer Bildung eines Spiralgehäuses auf den ersten Blick Ähnlichkeit mit *Pannoserpula*. Jedoch sind Rotularien praktisch immer (mit Ausnahme sehr seltener, wohl pathologischer Einzelexemplare) nur mit ihrem nichtspiraligen Anfangsabschnitt am Fremdsubstrat befestigt. Die Windungen des Spiralgehäuses sind nur an diesem Anfangsabschnitt bzw. später an der jeweils vorhergehenden Windung befestigt, und im Alter liegt das Spiralgehäuse lose auf dem Fremdsubstrat. Außerdem ist bei *Rotulispira*-Gehäusen das Verhältnis Breite/Höhe gewöhnlich größer als bei *Pannoserpula*-Gehäusen. In größeren Populationen kommen allerdings nicht selten auch einzelne schmale, hohe Exemplare vor. Auch ragt der Endabschnitt von *Rotulispira* mehr zur Seite als in die Höhe und bildet nie eine schlanke, fast senkrecht stehende Korkenzieherform.

Stratigraphische Verbreitung: Tieferes Mittel-Oxfordium bis höheres Ober-Kimmeridgium.

Geographische Verbreitung: Süddeutscher und Schweizer Jura.

English version
Family Serpulidae RAFINESQUE, 1815

Genus *Pannoserpula* n. g.

Type species: *Serpula spiralis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831.

Additional species of the same genus: *Serpula pannosa* QUENSTEDT, 1857.

Derivation of name: Combination of *pannus* (lat.) = piece of cloth, lobe, patch, rag, rough overcoat and the well-known genus name *Serpula* indicating the allocation of the genus to the family Serpulidae.

Diagnosis. – Tube large, thin-walled, circular, without positive longitudinal ornaments. Tube diameter increases moderately fast. At the beginning of growth, the tube is straight or somewhat bent or slightly meandering. This initial stage of growth is seen only in very well preserved specimens. Then, the tube continues growth as a usually sinistral spiral. For several whorls the spiral is fixed to the substrate forming a basal platform. During later growth it leaves the substrate, the spiral tube is then fixed to the respectively preceding whorl. The fixing to the substrate and later to the preceding whorl is realized by a broad, lobe-shaped basal seam. A concavity separates the seam slightly from the upper part of the tube. When adult, the tube loses contact to the preceding whorl and rises steeply to form a usually sinistral cork-screw-shaped final part high above the spiral shell.

Comparison. – The Cretaceous genus *Parsimonia* REGENHARDT, 1961 is somewhat similar, as its tube is also large, circular, thin-walled and has little ornament, and some tubes have a broad seam and tend to form loops and sometimes spirals as well. However, in *Parsimonia* the spiral shell is less regularly shaped and less slender than in *Pannoserpula.* Moreover, *Parsimonia* lacks a cork-screw-shaped adult tube part.

Rotularian serpulids are diverse from the Cretaceous to the Eocene. The genus *Rotulispira* CHIPLONKAR & TAPASWI, 1973 (syn. *Praerotularia* LOMMERZHEIM, 1979) is already known from the Jurassic. At first glance, it seems to be similar to *Pannoserpula* according to size, absence of positive longitudinal ornament, and obligatory formation of a spiral shell. However, rotularian serpulids are almost always (with the exception of very rare, presumably pathological specimens) fixed to the substrate only by their non-spiral initial tube part. The succeeding whorls of the spiral tube are fixed only to this initial tube part, or later to the previous whorl, respectively. Finally the spiral shell is lying loosely on the substrate. Moreover, in *Rotulispira* shells the width/height ratio usually is larger than in *Pannoserpula* shells. However, regarding large numbers of *Rotulispira* shells, there usually occur also a few slender and high specimens. Moreover, the final part of the *Rotulispira* tube is orientated more in lateral than in vertical direction, and it never forms a slender, nearly vertically erected cork-screw.

Stratigraphic distribution: Lower Middle Oxfordian to higher Upper Kimmeridgian.

Geographic distribution: South German Jurassic, Swiss Jurassic.

Ergänzende Beschreibung und Diskussion der Zugehörigkeit zu Serpuliden oder Gastropoden

1. Windungssinn: Alle 20 vorliegenden Exemplare von *Pannoserpula pannosa* sind linksgewunden. Der Windungssinn ist hier so angegeben, wie es bei der Beschreibung rezenter Serpuliden und Spirorbiden üblich ist. Die Rezent-Zoologie berück-

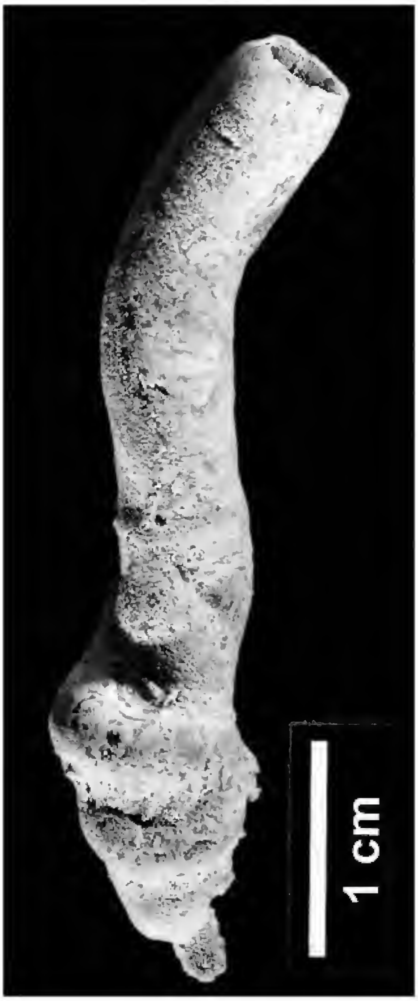


Abb. 1. *Pannoserpula spiralis* (MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831), vollständige Röhre mit Spiralgehäuse und langem, korkenzieherförmigem Abschnitt, Seitenansicht. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont, Gerstetten, Neubaugebiet oberhalb der Kläranlage, SMNS Nr. 64471/4.

sichtigt dabei, daß das Tier meist mit dem Rücken nach unten in der Röhre liegt. Läßt man den Weichkörper außer acht und betrachtet nur die Röhre, würde man sagen, die Röhre sei rechtsgewunden. Dies ist bei der Beschreibung fossiler Serpulidenröhren in der Vergangenheit oft geschehen und hat zu großer Verwirrung geführt.

Auch die Originale von *Pannoserpula spiralis* in der Sammlung GOLDFUSS sind linksgewunden (im Sinne der Rezent-Zoologie), obwohl die beiden Zeichnungen in GOLDFUSS rechtsgewundene Exemplare darstellen. Vermutlich wurden diese Zeichnungen unter Verwendung eines Spiegels angefertigt. Ein Neufund von *Pannoserpula spiralis* aus dem Korallenkalk von Gerstetten ist ebenfalls linksgewunden (Abb. 1).

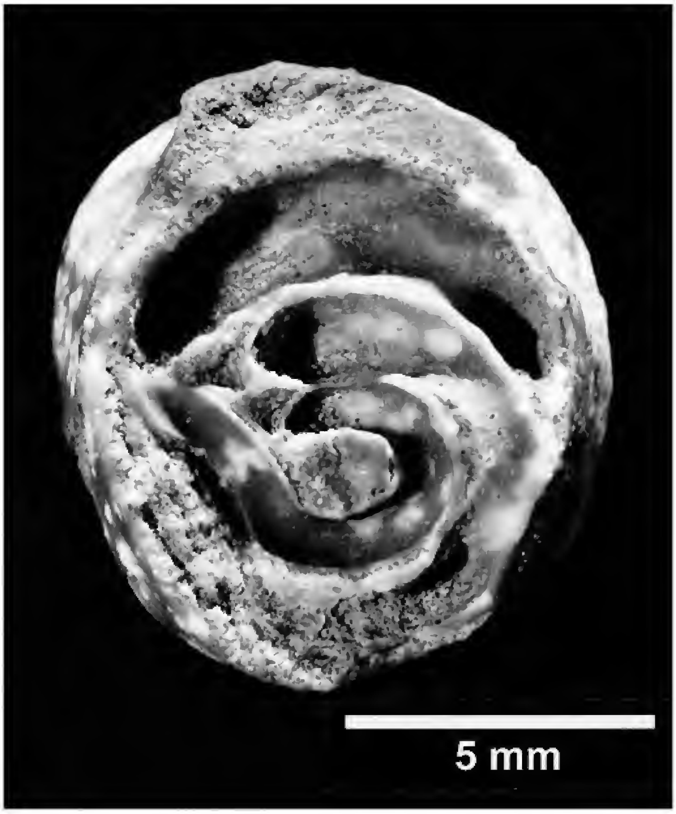


Abb. 2. *Pannoserpula spiralis* (Münster *in* Goldfuss, 1831), Querbruch an der Basis eines Spiralgehäuses, den nichtspiraligen Anfangsabschnitt zeigend. Mittel-Oxfordium, Liesberg-Member, Tongrube bei Liesberg/Schweizer Jura, leg. Jäger, SMNS Nr. 64515.

Im Mittel-Oxfordium (Liesberg-Member, „Liesberg-Schichten“) von Liesberg/Schweizer Jura ist *Pannoserpula spiralis* häufig, aber in der Regel ist die Korkenzieher-Gestalt nur angedeutet. In Liesberg überwiegen linksgewundene Exemplare bei weitem, aber rechtsgewundene sind keineswegs selten.

2. Röhrenanfang: Mittelgroße bis große spiralig gewundene Serpulidenarten haben in der Regel einen zwar kleinen und unscheinbaren, aber bei genügend umfangreichem Material doch nachweisbaren, nicht spiraligen, sondern geraden oder schwach gebogenen bzw. geschlängelten Anfangsabschnitt. Dieser ist bei vielen Arten aus der Kreide und dem Paläogen nachgewiesen, auch bei einem zufällig günstig durchgebrochenen *Pannoserpula spiralis*-Exemplar aus Liesberg (Abb. 2).

Bei den kleinwüchsigen spiralförmigen Vertretern der Familie Spirorbidae Pillai, 1970 (die zwar vom Rang einer Unterfamilie auf den einer eigenen Familie erhoben wurde, aber dennoch eng mit den Serpulidae verwandt ist und landläufig nach wie vor zu den „Serpuliden“ zählt) wird im frühontogenetischen Stadium ebenfalls zunächst ein nichtspiraliger Anfangsabschnitt angelegt. Dieser ist jedoch bei den Spirorbidae derart klein und vergänglich, daß er selbst bei rezenten Exemplaren normalerweise schon bald nach dem Baubeginn der Spirale nicht mehr nachweisbar ist.

Für den Erstautor ist das Vorhandensein oder Fehlen eines nichtspiraligen Anfangsabschnitts ein wichtiges Kriterium zur Unterscheidung der Röhren von Serpulidae und Spirorbidae.

(Nebenbemerkung: Nach neueren Untersuchungen hat sogar die im mittleren Altersstadium zu einer äußerst regelmäßig geformten Spirale eingerollte *Serpula planorbiformis* MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831 aus dem Oxfordium (Lochen-Fazies) einen nichtspiraligen Anfangsabschnitt. Die Zuordnung von *Serpula planorbiformis* zu den Spirorbidae durch JÄGER (1993: 101) war daher unzutreffend.)

Bei einem der neugefundenen *Pannoserpula pannosa*-Exemplare wurde die Basis angeschliffen, um festzustellen, ob ein Protoconch vorhanden ist, und so eine mögliche Zugehörigkeit zu den Gastropoden abzuklären. Ergebnis: Die Windungen beginnen sehr klein fast im Zentrum der Basisfläche und laufen sehr regelmäßig nach außen. Von einem Protoconch, aber auch von einem nichtspiraligen Anfangsabschnitt, ist nichts zu sehen. Die gleiche Beobachtung liegt bei mehreren weiteren Exemplaren vor, die zufällig in Basisnähe durchgebrochen sind. Das Fehlen des nichtspiraligen Anfangsabschnitts ist der einzige Einwand, der gegen Serpulidae und für Spirorbidae (dafür ist *Pannoserpula pannosa* aber viel zu großwüchsig!) oder für Gastropoden sprechen könnte. Allerdings könnte der nichtspiralige Anfangsabschnitt bei der Diagenese (unvollständige Silifizierung) zerstört worden sein. Die Erfahrung bei anderen fossilen Serpulidenarten zeigt, daß zum Nachweis des nichtspiraligen Anfangsabschnitts auch bei weniger stark umkristallisiertem Material oft die Untersuchung einer größeren Stückzahl notwendig ist.

3. Der korkenzieherförmige Endabschnitt von *Pannoserpula* ließ zunächst an ähnlich geformte Gastropoden (Vermetidae) denken. Ganz ähnliche Korkenzieher wie bei der großwüchsigen *Pannoserpula*, jedoch um weit mehr als eine Zehnerpotenz kleiner, gibt es jedoch auch bei Serpuliden, und zwar weniger bei der Familie Serpulidae, sondern vor allem bei verschiedenen Gattungen der Familie Spirorbidae; siehe unten.

4. Die feine, nahtartige Längsfurche von *Pannoserpula pannosa* hat bereits QUENSTEDT (1881–1884: 828) „unwillkürlich an verschmierte Schlitze von *Siliquaria* erinnert“, also an einen Gastropoden. Allerdings lassen alte und neue Funde erkennen, daß die Naht, besonders auch in Mündungsnähe, nie zu einem wirklichen Schlitz durchbrochen ist. Zudem kommen derartige feine, nahtähnliche Furchen auch bei vielen anderen Serpuliden vor, und zwar bevorzugt lateral oder in der Mitte zwischen zwei Längskielen. Solche Nähte sind also nichts Ungewöhnliches.

5. Tabulae: An dem oben erwähnten Schliff der Basis und an den natürlichen Bruchflächen der anderen Exemplare von *Pannoserpula pannosa* und *Pannoserpula spiralis* sind keinerlei Querwände zu erkennen, wie sie für manche Gastropoden- und einige wenige Serpulidentaxa charakteristisch sind. Es läßt sich so gut wie sicher ausschließen, daß im Inneren Querwände vorhanden sind.

6. *Protulophila*-Befall: Viele verschiedene Serpuliden-Arten können – in einem je nach Art und Vorkommen sehr stark wechselnden Prozentsatz der Individuen – vom symbiontischen Hydroiden *Protulophila gestroi* ROVERETO, 1901 befallen sein (ausführlich beschrieben von Mittel-Jura bis Pliozän durch SCRUTTON 1975, seit einigen Jahren aber auch aus dem Pliensbachium und sogar rezent nachgewiesen; ZIBROWIUS, JÄGER & N. N., in Vorbereitung). *Protulophila* lebt in der Röhrenwand von Serpuliden und verursacht auf der Röhrenoberfläche charakteristische kleine, hohle, schornsteinartige Erhebungen, die von der Serpel selbst gebaut werden. Ob

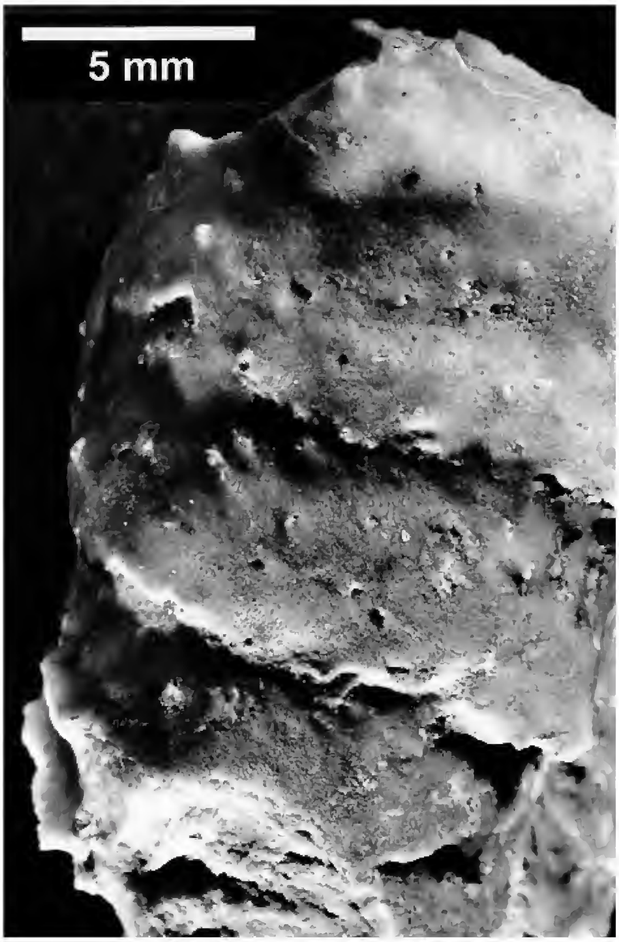


Abb. 3. *Pannoserpula spiralis* (MÜNSTER *in* GOLDFUSS, 1831), Ausschnitt aus der Seitenansicht mit kleinen, hohlen, schornsteinähnlichen Erhebungen, verursacht vom Symbionten *Protulophila gestroi* ROVERETO, 1901. Mittel-Oxfordium, Günsberg-Formation, Steinbruch bei Reuchenette/Schweizer Jura, leg. et ded. ZBINDEN, SMNS Nr. 64516.

die Serpel Vorteile von dem Symbionten hatte, etwa durch Schutz bietende Nematocysten, ist nicht bekannt. *Protulophila* ist auf Serpuliden beschränkt, daher ist der Nachweis von *Protulophila*-Befall bei *Pannoserpula* ein starkes Argument für Serpuliden und gegen Gastropoden. Bei keinem der bisher vorliegenden *Pannoserpula pannosa*-Exemplare und bei keinem der *spiralis*-Exemplare aus Liesberg der Sammlung JÄGER ist *Protulophila*-Befall festzustellen. Sehr deutlicher *Protulophila*-Befall ist aber bei einem linksgewundenen *Pannoserpula spiralis*-Exemplar vorhanden, das Frau A. ZBINDEN (Ipsach, Schweiz) zur Verfügung stellte (Abb. 3). Das Stück stammt aus dem großen Steinbruch von Reuchenette, und zwar aus der Günsberg-Formation (Korallenkalke der Bifurcatus-Zone, höheres Mittel-Oxfordium).

Pannoserpula pannosa (Quenstedt, 1857)

Taf. 1, Fig. 1–5

v *1857 *Serpula pannosa*. – Quenstedt: 776, Taf. 95, Fig. 30.
v 1863 *Serpula pannosa*. – Mørch: 455.
v 1881–84 *Serpula pannosa*. – Quenstedt: 828, Taf. 218, Fig. 35–36.
1908 *Serpula pannosa* Qu. – Engel: 456.
v 1987 *Serpula spiralis* Muenst. – Richter *in* Quenstedt: Taf. 95, Fig. 30.

Lectotypus: Zum Lectotypus bestimmt wird hiermit das Original zu der einzigen Zeichnung in der Erstveröffentlichung: Quenstedt (1857, Taf. 95, Fig. 30). Später wurde es erneut abgebildet in Quenstedt (1881–84, Taf. 218, Fig. 36). Wir bilden es erstmals im Foto ab: Taf. 1, Fig. 1. Korallenkalk mit verkieselten Fossilien, Obere Massenkalk-Formation, sich verzahnend mit Zementmergel-Formation (höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone), Nattheim bei Heidenheim/Schwäbische Alb.

Weiteres historisches Original: Mit dem Lectotypus zusammen liegt ein Exemplar vom gleichen Fundort vor. Es ist das Original zu Quenstedt (1881–1884, Taf. 218, Fig. 35); hier im Foto abgebildet auf Taf. 1, Fig. 2. Ungewiß ist, ob dieses Exemplar Quenstedt bereits 1857 vorlag und dann einen Paratypus darstellen würde. Beide Exemplare befinden sich in der Sammlung des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen. Sie sind sekundär verkieselt und wurden durch natürliche Verwitterung im Boden freigelegt.

Weiteres Material (Neufunde): 5 Exemplare von Nattheim (Industriegebiet Rinderberg, „Maier's Acker“), leg. 1992, SMNS Nr. 64439, 64440, 64443/1–3, 64448.

13 Exemplare (bei 2 davon nur die Basis erhalten) von Gerstetten (Neubaugebiet oberhalb der Kläranlage, Fundkomplex II und V), leg. 1989, SMNS Nr. 64438, 64441–64442, 64444–64447, 64449, 64471/1–3, 5–6.

Alle Funde stammen aus dem höheren Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone. Die Funde von Gerstetten sind sicher, diejenigen von Nattheim vermutlich aus dem *zio-wepferi*-Horizont. Sie sind alle sekundär verkieselt und wurden mit verdünnter Salzsäure freigeätzt.

Diagnose. – Eine besonders großwüchsige, linksgewundene Art der Gattung *Pannoserpula* mit gut ausgebildetem korkenzieherförmigen Endabschnitt. Ausgeprägtes Querornament aus haarfeinen, langen, dicht aufeinander folgenden Leisten. Feine, nahtartige Längsfurche, die nicht zu einem Schlitz durchbrochen ist, an der Außenseite oder zwischen Außen- und Oberseite.

Weitere Beschreibung und Diskussion:

Als Substrat von *Pannoserpula pannosa* wurden festgestellt: *Chaetetes* sp., *Thamnasteria* sp. und *Actinarea granulata*.

Aufgebrochene Basen zeigen, daß etwa 4 Umgänge Kontakt mit dem Substrat hatten. Der folgende Abschnitt des Spiralgehäuses besteht aus $1\frac{1}{2}$ bis 3 Umgängen. Der korkenzieherförmige Endabschnitt kann bis zu einem vollen Umgang aufweisen. Höhe des korkenzieherförmigen Endabschnitts bis zu 60 mm, Gesamthöhe einschließlich Spiralgehäuse bis zu 70 mm. Röhrendurchmesser maximal 11 mm, Durchmesser des Lumens maximal 10 mm.

Die Längsfurche ist im Spiralgehäuse meist mehr oder weniger deutlich erkennbar. Im korkenzieherförmigen Endabschnitt ist sie dagegen nur bei manchen Exemplaren nachweisbar; hier wird sie von einem parallel verlaufenden, flachen Wulst begleitet.

Das Spiralgehäuse weist im Zentrum der Spirale meist einen engen, tiefen Nabel auf. Seltener ist der Nabel geschlossen.

Aufgrund der relativ dünnen Wand bei großem Röhrendurchmesser wurden manche Exemplare durch Sedimentauflast verdrückt. Sicher aber waren auch diese Röhren ursprünglich kreisrund.

Im Lumen sind keine inneren Längsleisten, Querwände (Tabulae) oder irgendwelche anderen Strukturen erkennbar.

Ein Exemplar zeigt am Übergang vom Spiralgehäuse zum Korkenzieher eine Bruchstelle mit anschließend regenerierter Röhre.

Vergleich. – Die ähnliche *Pannoserpula spiralis* (Münster *in* Goldfuss, 1831) bleibt etwas kleiner und ist glatt, weist also kein feines Querornament und keine nahtartige Längsfurche auf. Beide Arten kommen im Korallenkalk an denselben Fundorten vor (*Pannoserpula spiralis* von Nattheim ist in Quenstedt 1857: 776, Taf. 95, Fig. 28 abgebildet; ein Neufund von Gerstetten ist in Abb. 1 dargestellt). Aber während *Pannoserpula pannosa* auf den Korallenkalk des Ober-Kimmeridgiums beschränkt ist, kommt *Pannoserpula spiralis* auch in der Schwammfazies und bereits deutlich früher als *Pannoserpula pannosa* vor, ab dem tieferen Mittel-Oxfordium. So wird *Pannoserpula spiralis* aufgelistet aus dem Terrain à chailles des Schweizer Juras (Greppin 1870: 80). In den Liesberg-Schichten (Liesberg-Member) von Liesberg südlich Basel ist *Pannoserpula spiralis* ziemlich häufig (Abb. 2) und kommt (wohl seltener) auch in der Günsberg-Formation von Reuchenette vor (Abb. 3). Im Fränkischen Jura wird *Pannoserpula spiralis* aufgelistet aus den Schwamm-Mergeln des Mittel-Oxfordiums von Streitberg (Gümbel 1862: 202) sowie aus dem Unter-Kimmeridgium (Kuhn 1939: 469 und 1948: 69). In der Sammlung Jäger befindet sich ein Exemplar aus dem Kimmeridgium der Lenninger Steige (Mittlere Schwäbische Alb).

4. Vorkommen und ökologische Deutung analoger, aber sehr viel kleinerer Korkenzieher bei fossilen und rezenten Spirorbidae

Korkenzieher sind von manchen fossilen und rezenten Spirorbidae bekannt. Die fossile Gattung *Bipygmaeus* Regenhardt, 1961 neigt an manchen Fundorten zur Korkenzieherbildung, an anderen nicht. Ausgeprägte Korkenzieher gibt es bei *Bipygmaeus cenomanicus* Lommerzheim, 1979 (wahrscheinlich ein Synonym von *Bipygmaeus pygmaeus* (von Hagenow, 1840)) aus dem Unter-Cenoman von Mülheim-Broich (siehe Lommerzheim 1979, Abb. 17, Fig. 7) sowie bei *Bipygmaeus pygmaeus* (von Hagenow, 1840) aus dem Ober-Maastrichtium der Grube ENCI in Maastricht (siehe Jäger 1998, Taf. 12, Fig. 7) und, sehr häufig, in einer Probe aus dem sogenannten „Naesekalk“ des Mittel-Danium der Grube Fakse/Dänemark (unveröffentlicht, Sammlung Jäger).

Wesentlich seltener sind meist nur kurze Korkenzieher bei *Neomicrorbis* Rovereto, 1903 und *Conorca* Regenhardt, 1961 (letztere gehört zur Familie Serpulidae) aus der Ober-Kreide, s. Jäger (1983). Ziegler (1984, Taf. 5, Fig. 4–5 und Taf. 7, Fig. 2) bildet Korkenzieher ab, die entgegen seiner Bestimmung zu *Neomicrorbis crenatostriatus subrugosus* (Münster *in* Goldfuss, 1831) gehören.

Bei rezenten Spirobidae werden Korkenzieher ökologisch gedeutet.

Eine sehr ähnliche Korkenzieher-Wuchsform mit einem nur sehr kleinen Spiralgehäuse kann der rezente *Helicosiphon biscoensis* Gravier, 1907 aufweisen. Manchmal ist die Röhre sogar überhaupt nicht an einem Fremdsubstrat fixiert. „The straightening of the tube is an exaggeration of a trend seen in various other Spirorbinae, which form steeply ascending spiral tubes when surfaces for attachment are limited“… „ it would appear to be an ecophenotypic adaptation to life in fairly deep still water, where there is a good deal of silt from glacial action“ (KNIGHT-JONES et al. 1973). Nach KNIGHT-JONES (1978: 234) kommt *Helicosiphon biscoensis* in 60 bis 200 m Tiefe vor. Bei der verwandten Art *Helicosiphon platyspira* KNIGHT-JONES, 1978, die im Flachwasser vorkommt, ist der aufragende Endabschnitt viel kürzer und nicht korkenzieherförmig. Trotz dieses Sachverhalts deutet KNIGHT-JONES (1978: 234) den Korkenzieher von *biscoensis* weniger als artcharakteristisches Merkmal, sondern eher als „ecophenotypic response“, denn bei der rezenten *Pileolaria levensteinae* BAILEY-BROCK & KNIGHT-JONES, 1977 aus 5458 und 6096 m Tiefe kommen sowohl große, relativ niedrige Gehäuse ohne Korkenzieher als auch kleine Gehäuse mit relativ großem Korkenzieher vor. Diese Exemplare mit Korkenzieher deuten BAILEY-BROCK & KNIGHT-JONES (1977: 320) wie folgt: „Abyssal depths are nevertheless bound to be silty and the ascending form of the tube developed by certain individuals of *P. levensteinae* is probably an adaptation for feeding, permitting the branchial crown to be raised off the bottom, away from any accumulating sediment“... (es folgt eine Erwähnung von *Helicosiphon biscoensis*, s. oben)... „In respect of this character too, however, there is a strong element of preadaptation amongst spirorbids in general, for individuals of several species, that normally form tubes closely attached to clean rocks or algae, become unattached distally and grow in ascending spirals if they develop in silty localities“.

Ein ähnlicher Fall wie bei *Helicosiphon* liegt bei der Gattung *Circeis* SAINT-JOSEPH, 1894 vor. Die folgenden Angaben sind aus KNIGHT-JONES et al. (1979: 427–429) entnommen. Während *Circeis armoricana* SAINT-JOSEPH, 1894 das für Spirorbidae übliche Spiralgehäuse hat, bildet *Circeis spirillum* (LINNÉ, 1758) Korkenzieher. Die letztgenannte Art wächst auf Hydroideen und aufgerichteten Bryozoen vom Sublitoral bis in etwa 225 m Tiefe.

Die Korkenzieher-Gestalt läßt die Tiere schnell und zielstrebig in die Höhe wachsen. Die kleinen Spirorbidae schützen sich dadurch vor der Überschüttung mit Sediment. Diese Erklärung läßt sich aber nicht auf die sehr viel größere *Pannoserpula* übertragen, es sei denn, man nimmt eine um mindestens eine Zehnerpotenz größere Sedimentationsrate an, was gerade in der Korallenfazies äußerst unwahrscheinlich ist. Bei der großen *Pannoserpula pannosa* verhindert der „Korkenzieher“, daß das Tier von anderen schnell in die Höhe wachsenden, um Siedlungsraum konkurrierenden Organismen überwuchert wird, und läßt das Tier der Nahrung entgegenwachsen.

5. Literatur

BAILEY-BROCK, J. H. & KNIGHT-JONES, P. (1977): Spirorbidae (Polychaeta) collected by R. V. „Vitjas“ from abyssal depths of the Pacific Ocean. – J. Zool., **181**: 315–321, 1 Abb.; London.

BRÜNNICH NIELSEN, K. (1931): Serpulidae from the Senonian and Danian deposits of Denmark. – Medd. Dansk geol. Foren., **8**: 71–113, 2 Abb., Taf. 1–3; København.

CHIPLONKAR, G. W. & TAPASWI, P. M. (1973): Fossil polychaetes from the Upper Cretaceous rock formations of South India – Part II. – Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B., **77/5**: 202–213, Taf. 11; Bangalore.

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., xxx+645 S., 261+4 Abb., 6 Taf., 1 Kt., 5 Prof.; Stuttgart (Schweizerbart).

GOLDFUSS, A. (1826–1844): Petrefacta Germaniae. vii+252+iii+312+iv+128 S., 200 Taf.; Düsseldorf (Arnz).

GRAVIER, C. (1907): Annélides Polychètes. – Expéd. Antarctique Française (1903–1905); Paris (Masson).

GREPPIN, J. B. (1870): Description géologique du Jura Bernois et de quelques districts adjacents, compris dans la feuille VII de l'atlas fédéral. xx+357 S., 7 Taf., 1 Profiltaf., 1 Kt.; Berne (J. Dalp).

GÜMBEL, C. W. (1862): Die Streitberger Schwammlager und ihre Foraminiferen-Einschlüsse. – Jh. Ver. vaterländ. Naturkde. Württemberg, **18**: 192–238, Taf. 3–4; Stuttgart.

HAGENOW, F. VON (1840): Monographie der Rügen'schen Kreide-Versteinerungen, 2, Radiarien und Annulaten. – N. Jb. Miner. etc., **1840**: 631–672, Taf. 9; Stuttgart.

JÄGER, M. (1983): Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus der norddeutschen höheren Oberkreide – Systematik, Stratigraphie, Ökologie. – Geol. Jb., A, **68**: 3–219, 16 Taf., 7 Abb., 15 Tab.; Hannover.

– (1993): Danian Serpulidae and Spirorbidae from NE Belgium and SE Netherlands: K/T boundary extinction, survival, and origination patterns. – Contr. Tert. Quatern. Geol., **29**, 3–4: 73–137, 3 Tab., 9 Taf.; Leiden.

– (1998): Kokerwormen. – *In*: JAGT, J. W. M. et al.: Limburgnummer 9 B: Fossielen van de St. Pietersberg. – Grondboor & Hamer, **52**/4–5: 118–121, Taf. 12–13; Maastricht.

KNIGHT-JONES, E. W., KNIGHT-JONES, P. & BREGAZZI, P. K. (1973): *Helicosiphon biscoeensis* Gravier (Polychaeta: Serpulidae) and its relationship with other Spirorbinae. – Zool. J. Linnean Soc., **52**: 9–21, 5 Abb.; London.

KNIGHT-JONES, P. (1978): New Spirorbidae (Polychaeta: Sedentaria) from the East Pacific, Atlantic, Indian and Southern Oceans. – Zool. J. Linnean Soc., **64**: 201–240, 18 Abb.; London.

KNIGHT-JONES, P., KNIGHT-JONES, E. W. & DALES, R. P. (1979): Spirorbidae (Polychaeta Sedentaria) from Alaska to Panama. – J. Zool., **189**: 419–458, 8 Abb.; London.

KUHN, O. (1939): Beiträge zur Fauna des Oxford und Kimmeridge in Nordbayern. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Abt. B, Beil.-Bd., **80**: 464–497; Taf. 14–16; Stuttgart.

– (1948): Gliederung und Fossilführung des fränkischen Weißjura mit Nachträgen zum Lias und Dogger. – Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **31**: 47–105; Bamberg.

LINNÉ, C. VON (1758): Systema naturae. 10. Aufl.; Holmiae.

LOMMERZHEIM, A. (1979): Monographische Bearbeitung der Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus dem Cenoman (Oberkreide) am Südwestrand des Münsterländer Beckens. – Decheniana, **132**: 110–195, 17 Abb.; Bonn.

MØRCH, O. A. L. (1863): Revisio critica Serpulidarum, et Bidrag til Rørormenes Naturhistorie. – Naturhist. T., (3), 1/3: 347–470, Taf. 11; Kjøbenhavn.

PARSCH, K. O. A. (1954): Die Serpulidenfauna des südwestdeutschen Jura. – Diss. T. H. Stuttgart, 143 S., 7 Taf., 3 Tab., 51 Prof.; Stuttgart. – [Mskr.]

– (1956): Die Serpuliden-Fauna des südwestdeutschen Jura. – Palaeontographica, A, **107**: 211–240, Taf. 19–21, 1 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

PILLAI, T. G. (1970): Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbid systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. – Ceylon J. Sci., biol. Sci., 8/2: 100–172, 14 Abb., 3 Tab.; Peradeniya.

QUENSTEDT, F. A. (1856–1858): Der Jura. **1856**: 1–576, Taf. 1–72; **1857**: 577–824, Taf. 73–100; **1858**: 825–843; Tübingen (Laupp).

– (1881–1884): Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, **7**: Gasteropoden. 867 S., Taf. 185–218; Leipzig (Fues).

RAFINESQUE, S. C. (1815): L'analyse de la nature. 224 S.; Palermo.

REGENHARDT, H. (1961): Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus der Kreide Mitteleuropas, ihre ökologische, taxionomische und stratigraphische Bewertung. – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **30**: 5–115, 5 Abb., 1 Tab., Taf. 1–9; Hamburg.

RICHTER, A. E. (1987): [Revision der Fossilnamen in den Tafel-Legenden.] – *In*: QUENSTEDT, F. A.: Der Jura. Band II: Atlas/Tafelband. Fotomechanischer Nachdruck der Erstausgabe von 1858, erweitert und ergänzt durch die heute gültigen Fossilnamen, überarbeitet von A. E. RICHTER, und ein Register der revidierten Gattungsnamen. 224 S., 100 Taf.; Korb (Goldschneck).

ROVERETO, G. (1901): Briozoi, anellidi e spugne perforanti del Neogene Ligure. – Palaeontographia Italica, **7**: 219–234, 5 Abb., Taf. 28; Pisa.

– (1903): Anellidi del terziario. – Riv. Ital. Paleont., **9**, 4: 103–104; Bologna.

SAINT-JOSEPH, A. DE (1894): Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard, 3. – Ann. Sci. natur., (7) Zool., **17**: 395 S., 13 Taf.; Paris.

SCHLOTHEIM, E. F. VON (1820): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte. – lxii + 437 S., 29 Taf.; Gotha (Becker).
SCHMIDT, W. J. (1951): Die Unterscheidung der Röhren von Scaphopoda, Vermetidae und Serpulidae mittels mikroskopischer Methoden. – Mikroskopie, **6**: 373–381, 14 Abb.; Wien.
SCRUTTON, C. T. (1975): Hydroid-serpulid symbiosis in the Mesozoic and Tertiary. – Palaeontology, **18**: 255–274, 5 Abb., Taf. 39–42; London.
ZIEGLER, V. (1984): Family Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) from the Bohemian Cretaceous Basin. – Sbor. Národ. Muz. Praze, B, **39**: 213–254, 8 Taf.; Praha.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Manfred Jäger, Rohrbach Zement, Fossilienmuseum im Werkforum, D-72359 Dotternhausen.
E-mail: info@rohrbach-zement.de
Martin Kapitzke und Markus Rieter, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Pannoserpula pannosa (QUENSTEDT, 1857)

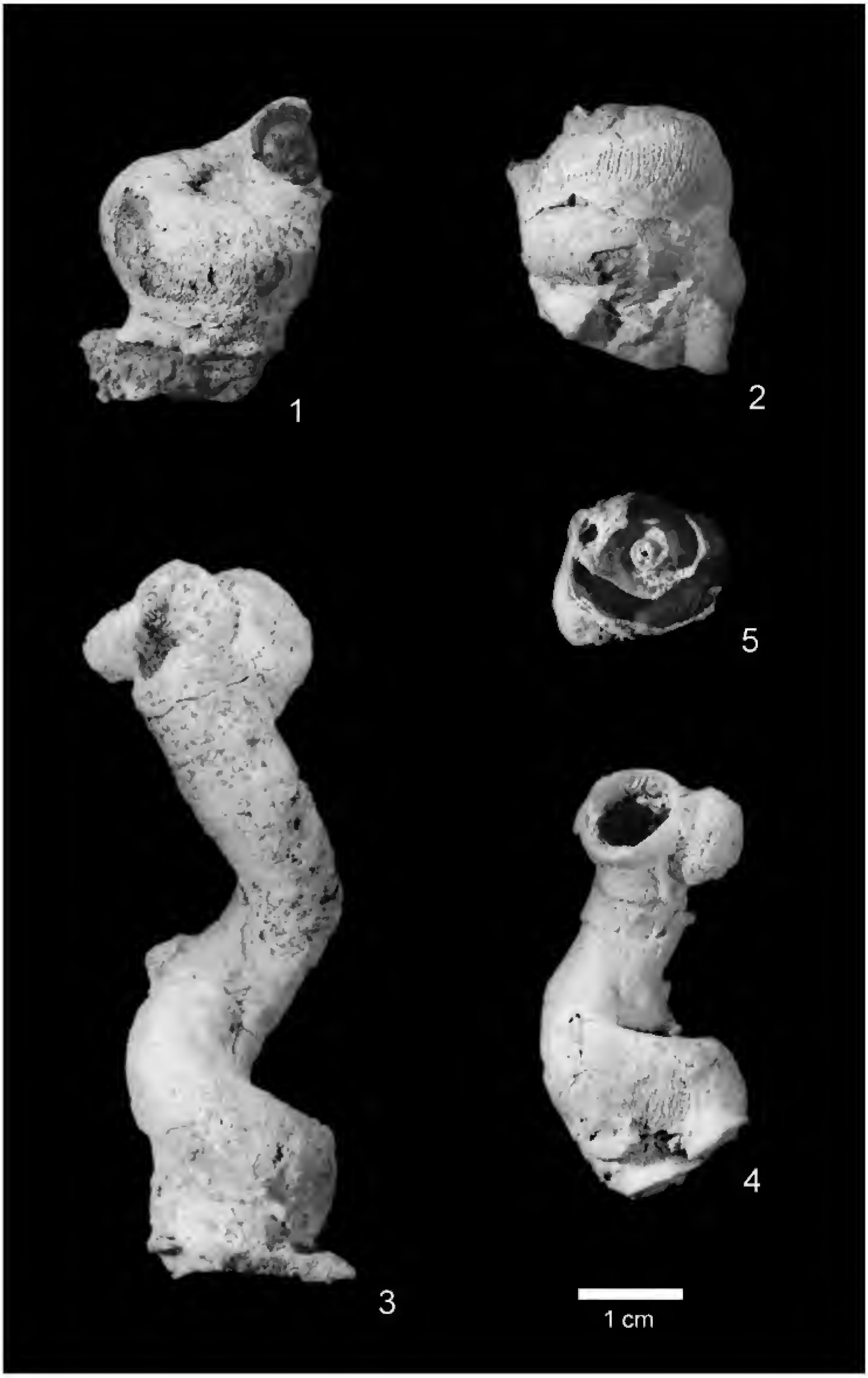
Fig. 1. Lectotypus, Original zu QUENSTEDT (1857, Taf. 95, Fig. 30 und 1881–1884, Taf. 218, Fig. 36), Seitenansicht. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, vermutlich *zio-wepferi*-Horizont, Nattheim bei Heidenheim / Schwäbische Alb. Sammlung des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Fig. 2. Original zu QUENSTEDT (1881–1884, Taf. 218, Fig. 35), Seitenansicht. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, vermutlich *zio-wepferi*-Horizont, Nattheim bei Heidenheim/Schwäbische Alb. Sammlung des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Fig. 3. Fast vollständige Röhre mit Spiralgehäuse und langem, korkenzieherförmigem Abschnitt, Seitenansicht. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont, Gerstetten, Neubaugebiet oberhalb der Kläranlage, SMNS Nr. 64441.

Fig. 4. Fast vollständige Röhre mit Spiralgehäuse und korkenzieherförmigem Abschnitt, Seitenansicht. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, vermutlich *zio-wepferi*-Horizont, Rinderberg, Industriegebiet von Nattheim, „Maier's Acker", SMNS Nr. 64440.

Fig. 5. Querbruch an der Basis eines Spiralgehäuses. Korallenkalk der Oberen Massenkalk-Formation, höheres Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont, Gerstetten, Neubaugebiet oberhalb der Kläranlage, SMNS Nr. 64445.


1
2
5
3
4
1 cm

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 309	10 pp., 5 figs.	Stuttgart, 31. 8. 2001

The late Jurassic decapod species *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM, 1822) (Crustacea: Decapoda: Aegeridae)

By Günter Schweigert, Stuttgart

With 5 figures

Abstract

The holotype of *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM, 1822), type species of the decapod genus *Aeger* MÜNSTER, 1839, is revised for the first time. It turned out that most of the specimens figured in literature under this well-known specific name belong to the co-occurring and much more common *Aeger spinipes* (DESMAREST, 1822).

Zusammenfassung

Der Holotypus von *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM, 1822), Typusart der Krebs-Gattung *Aeger* MÜNSTER, 1839, wird erstmals nachuntersucht. Es stellte sich heraus, daß die meisten Stücke, die in der Literatur unter diesem bekannten Namen abgebildet wurden, nicht hierzu gehören, sondern zu der gleichzeitig vorkommenden, aber wesentlich häufigeren Art *Aeger spinipes* (DESMAREST, 1822).

1. Introduction

During investigations and comparisons of Upper Jurassic decapods from southern Germany, mainly from the famous late Kimmeridgian fossil site of Nusplingen in Swabia (see DIETL & SCHWEIGERT 1999), the taxonomic status of several species and genera was felt to be confusing. With the exception of the prosopids (WEHNER 1988; MÜLLER et al. 2000) no other modern revisions of the large number of species and genera described mainly by SCHLOTHEIM (1820, 1822), MÜNSTER (1839), and OPPEL (1862) exist besides the works of FÖRSTER (1966, 1967, 1973, 1977).

The latest attempts, thus starting a new investigation campaign, were recently undertaken by POLZ (1999, 2000), SCHWEIGERT (2001a, 2001b), and SCHWEIGERT & DIETL (1999).

When trying to determine the only complete specimen belonging to the genus *Aeger* from Nusplingen (fig. 1), a strong difference between the original description and figure of *Aeger tipularius* (Schlotheim) and later ones became obvious and rendered a re-investigation of the holotype inevitable. The holotype from Schlotheim's collection is stored at the Berlin museum (MNHB). Hitherto, it has been never figured photographically.

Abbreviations:

GPIT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Germany
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany
MNHB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin, Germany
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany

Acknowledgments

I want to thank Dr. T. Becker (Berlin), Dr. M. Nose and Dr. G. Schairer (both Munich) for their kind help to study type specimens of Upper Jurassic decapods and additional material for comparison. Moreover, I gratefully acknowledge valuable advice of Dr. G. Dietl and Dr. G. Bloos (Stuttgart). The "Deutsche Forschungsgemeinschaft" granted financial support for this study which is part of new investigations of the Nusplingen Lithographic Limestone project (DI 680/1–3).

2. Systematic Part

Order Decapoda Latreille, 1803
Unterordnung Dendrobranchiata Bate, 1888
Superfamily Penaeoidea Rafinesque, 1815
Family Aegeridae Burkenroad, 1963

Genus *Aeger* Münster, 1839

Type species: *Macrourites tipularius* Schlotheim, subsequent designation by Woods (1925: 5).

Aeger tipularius (Schlotheim, 1822)

Fig. 1–4

v *1822	*Macrourites tipularius.* – Schlotheim, p. 32, pl. 2, fig. 1 (holotype).
v non 1839	*Aeger tipularius.* – Münster, p. 66, pl. 25, figs. 1–2.
v 1855	*Palaemon spinipes.* – Fraas, p. 92. – [Nusplingen]
v 1857	*Macrurites tipularius* (*Palaemon spinipes* Desm.). – Quenstedt, p. 805. – [Nusplingen]
v non1862	*Aeger tipularius* Schloth. – Oppel, p. 110, pl. 34, figs. 1–2.
v 1862	*Aeger Bronni* Opp. – Oppel, p. 111, pl. 35, fig. 1.
v 1862	*Aeger armatus* Opp. – Oppel, p. 111, pl. 36, figs. 1–3.
non 1866	*Aeger tipularius.* – Quenstedt, p. 326, pl. 26, figs. 23–24.
1866	*Aeger armatus* Oppel. – Quenstedt, p. 326.
non 1883	*Aeger tipularius.* – Quenstedt, p. 417, pl. 32, figs. 29–30.
1883	*Aeger armatus* Oppel. – Quenstedt, p. 417.
non 1900	*Aeger tipularius* Schloth. sp. – Zittel, fig. 1385.
non 1904	*Aeger tipularius* Schloth. – Walther, p. 173.
v 1904	*Aeger armatus* Opp. – Walther, p. 173.
v 1904	*Aeger Bronni* Opp. – Walther, p. 173.
v 1908	*Aeger tipularis* Schl. sp.- Engel, p. 471. – [Nusplingen]
non 1920	*Aeger tipularius* Schloth. – Abel, fig. 145.
non 1922	*Aeger tipularius* Schloth. – Abel, fig. 431

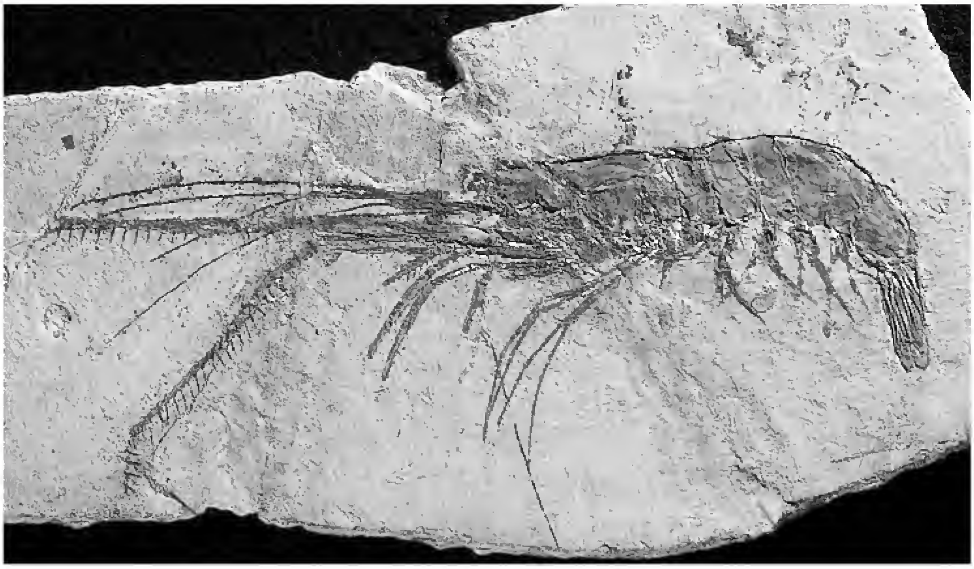


Fig. 1. *Aeger tipularius* (Schlotheim). Nusplingen Lithographic Limestone, Nusplingen quarry; Upper Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone – oldest stratigraphical record of this species. SMNS no. 64529 (coll. O. Fraas). – Width of figure 19 cm.

non 1923 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Balss, p. 128, figs. 1, 3.
1929 *Aeger armatus* Oppel, 1862. – Glaessner, p. 51.
1929 *Aeger Bronni* Oppel, 1862. – Glaessner, p. 52.
pars 1929 *Aeger tipularius* (Schlotheim), 1812. – Glaessner, p. 53.
non 1953 *Aeger tipularius* (Schloth.). – Roger, pl. 5, fig. 3a.
1961 *Aeger armatus* Oppel 1862. – Kuhn, p. 22.
1961 *Aeger bronni* Oppel 1862. – Kuhn, p. 22.
non 1961 *Aeger tipularius* (Schloth.) 1812. – Kuhn, p. 22.
non 1963 *Aeger tipularius* (Schloth.). – Kuhn, fig. 33.
non 1963 *Aeger tipularius* v. Schloth. – Müller, fig. 143.
non 1965 *Aeger tipularius* (Schloth.). – Glaessner, fig. 4.
non 1966 *Aeger tipularius* (Schloth.). – Kuhn, fig. 45.
v non 1967 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Förster, pp. 164–166, figs. 2, 3a.
v non 1968 *Aeger tipularius*. – Leich, p. 84, fig. on p. 85.
non 1969 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Glaessner, p. R447, fig. 252.3.
non 1976 *Aeger tipularius* (Schlotheim 1822). – Malz, p. 49, fig. 31.
v 1976 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Mundlos, fig. on p. 163. – [Nusplingen]
v non 1978 *Aeger tipularius*. – Barthel, p. 318, pl. 39, fig. 1.
non 1978 *Aeger tipularius* v. Schloth. – Müller, p. 132, fig. 142A.
non 1981 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Richter, p. 275, fig. D1.
1981 *Aeger armatus* Oppel. – Richter, p. 275, fig. D3.
non 1990 *Aeger tipularius*. – Pinna, p. 106, fig. 6.
non 1990 *Aeger tipularius* Schlotheim. – Barthel et al., fig. 7.24.
v 1987 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Ziegler, colour-fig. 5. – [Nusplingen]
non 1994 *Aeger tipularius* (Schlotheim) 1812. – Frickhinger, p. 106, figs. 173–174
1994 *Aeger armatus* Oppel1862. – Frickhinger, p. 106, fig. 171.
non 1999 *Aeger tipularius* (v. Schlotheim, 1822). – Frickhinger, p. 40, fig. 60.
v 2000 *Aeger* aff. *tipularius* (Schlotheim). – Schweigert et al., p. 3. – [Nusplingen]
non 2000 *Aeger tipularius* (Schlotheim 1822). – Viohl, pl. 57.
non 2000 *Aeger tipularius* (Schlotheim). – Röper et al., p. 102, figs. 78, 156.

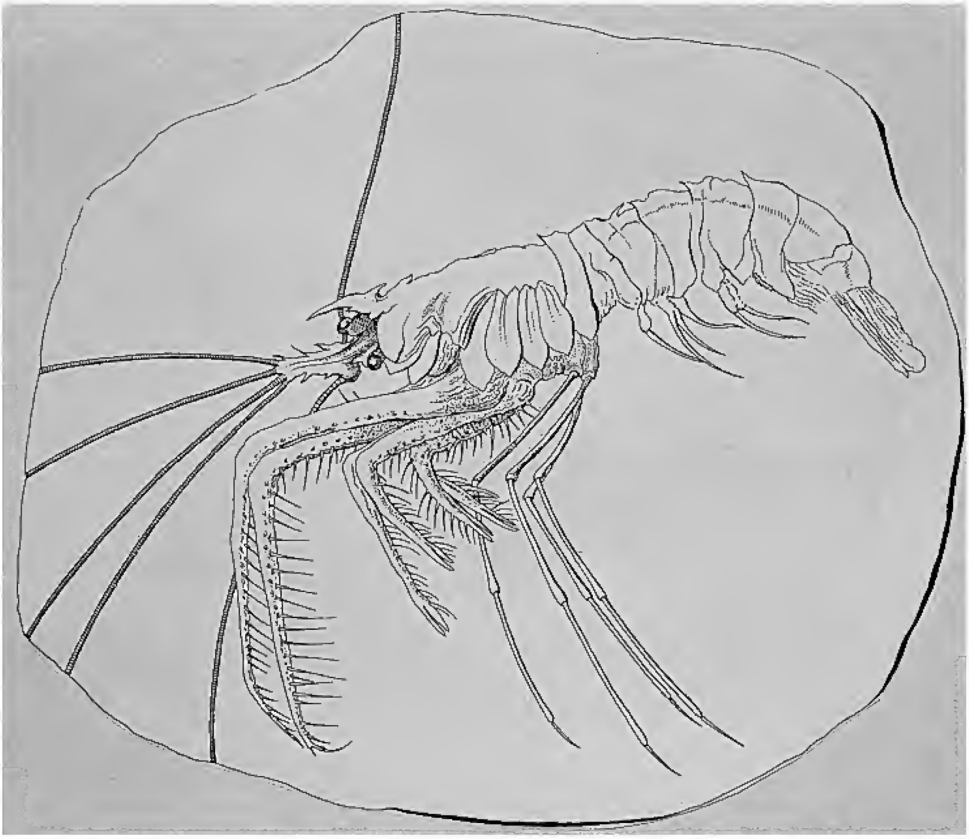


Fig. 2. *Aeger tipularius* (Schlotheim), holotype, original figure of Schlotheim (1822, pl. 2, fig. 1), see also Fig. 3. Solnhofen Lithographic Limestone, Solnhofen area; Lower Tithonian, Hybonotum Zone. – Width of figure 23.7 cm

Holotype: Specimen figured by Schlotheim (1822, pl. 2, fig. 1), re-figured herein (figs. 2, 3). In his original description, Schlotheim compared his figured specimen, the only one of his collection, with other specimens earlier figured by Knorr (1755, pl. 13b, 13c), which he said to be much poorer preserved. In descriptions of new species, Schlotheim (1820, 1822) gave generally synonym lists of his specimens, but in the present case of Knorr's specimens he only notified a "confer"-determination. Consequently, the specimens of Knorr should not be included in the type series. Thus, the type series of *Macrourites tipularius* Schlotheim consists only of the holotype by monotypy. Moreover, the first reviser of late Jurassic decapods, Münster (1839), did not include either the specimens figured in Knorr into the species *Aeger tipularius* (see below).

Type locality and stratum: Solnhofen Lithographic Limestone of "Solnhofen". The exact finding locality and finding level are unknown. According to my observation, the lithology of the rock containing the holotype is not typical of any present quarry district in the Solnhofen or Eichstätt area. Most probably it comes from an abandoned quarry in the surroundings of Solnhofen – not of Eichstätt. New material shows that in Franconia *Aeger tipularius* (Schlotheim) is found mainly in the Solnhofen area, whereas *Aeger tipularius* sensu Oppel (= *Aeger spinipes* (Desmarest), see below) is more common in the Eichstätt area. Probably, this is caused by palaeoecological reasons. However, rare specimens of *Aeger tipularius* (Schlotheim) are also recorded from Schernfeld (Eichstätt area) and Zandt.

Occurrence: Upper Jurassic of southern Germany: Solnhofen area and Nusplingen (La-

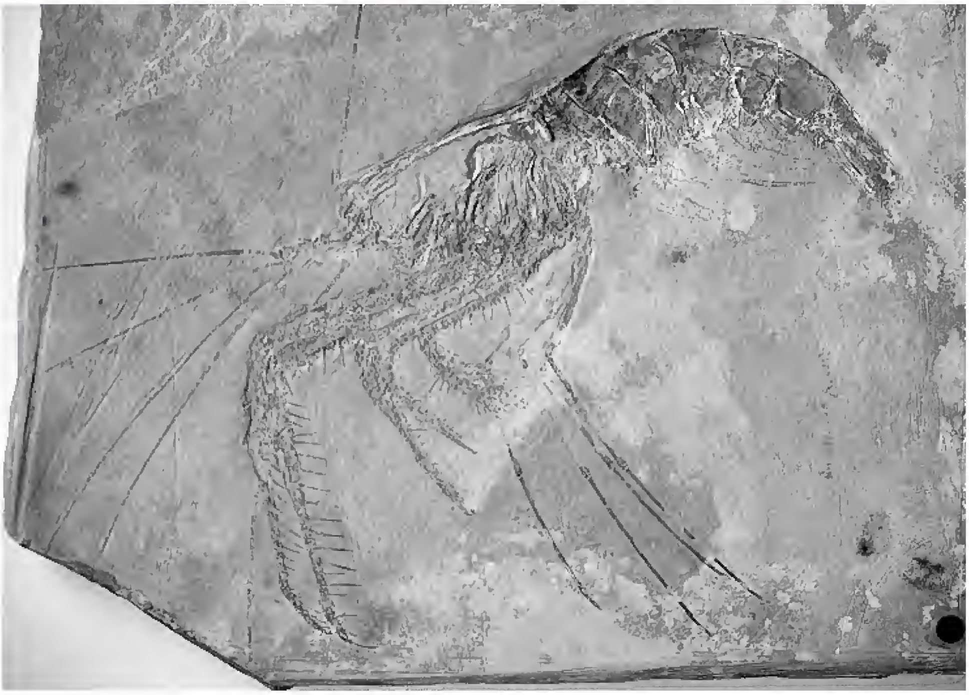


Fig. 3. *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM), holotype. Solnhofen Lithographic Limestone, Solnhofen area; Lower Tithonian, Hybonotum Zone; MNHB, no. MB.A. 250 (coll. SCHLOTHEIM). – Width of figure 18.5 cm.

te Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone – Early Tithonian, Hybonotum Zone, Rueppellianum Subzone).

Diagnosis. – Very short, smooth rostrum; 3rd maxilliped extremely long with movable spines, 1st, 2nd, and 3rd pereiopod chelate, the 1st and 2nd one bearing long movable spines, the 3rd pereiopod with spinose chelae; 4th and 5th pereiopods achelate and lacking spines; 3rd pereiopod slightly larger than 1st and 2nd pereiopod; well-developed pleopods; surface of carapace finely granulate; uropods with diaeresis.

Description and remarks. – The holotype of *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM) is a well preserved but only moderately prepared specimen (exuvia), which is almost complete and shows all diagnostic features including the pereiopods 1–5 and the 3rd maxilliped. SCHLOTHEIM (1822) erroneously interpreted the 3rd maxilliped as a pereiopod, so that his figure only shows 5 pairs of appendages besides the antennae and antennules. In reality, the 3rd pereiopod of the holotype is hidden in part by the 2nd one. The rostrum is originally short and not broken away. The antennae and antennules are not completely preserved due to the format of the piece of rock.

The closest reconstruction of *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM) is shown in the figure given by OPPEL (1862, pl. 35, fig. 1) for his "*Aeger bronni*" (fig. 4). The main differences between the true *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM) and *Aeger tipularius* sensu OPPEL (= *Aeger spinipes* (DESMAREST), see below) are the very short rostrum and the spinose chelae of the 3rd pereiopod in *A. tipularius* (SCHLOTHEIM). The type

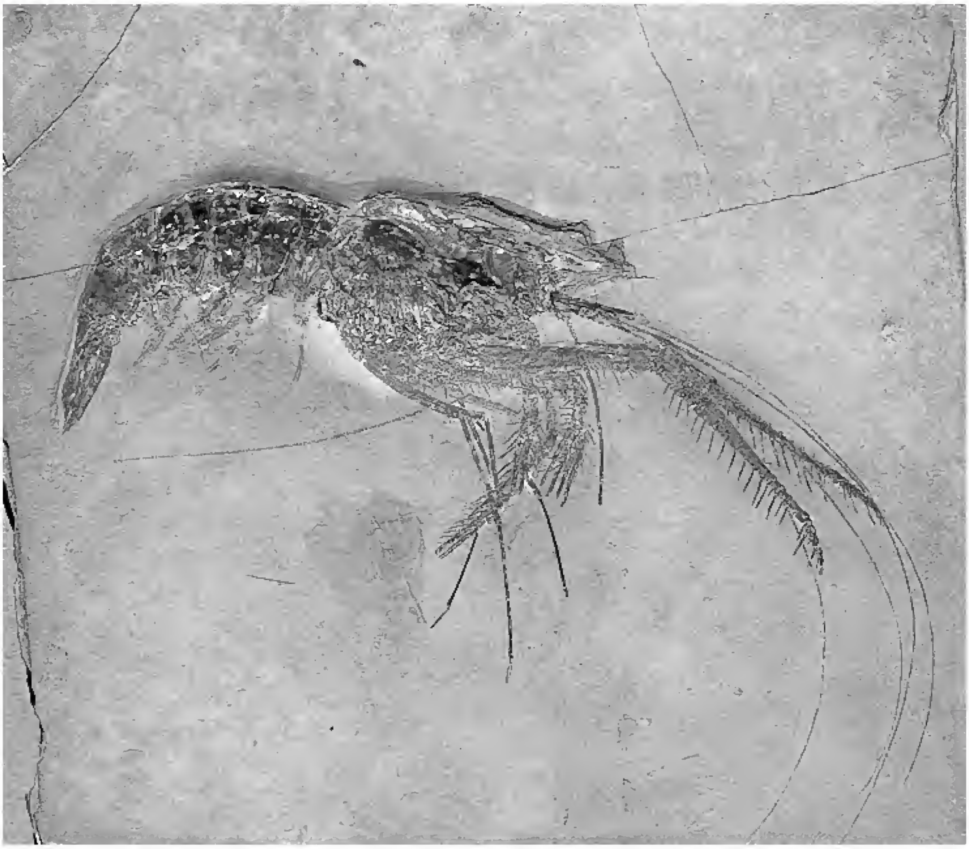


Fig. 4. *Aeger tipularius* (Schlotheim) (= holotype of *Aeger bronni* Oppel). Solnhofen Lithographic Limestone, Solnhofen; Lower Tithonian, Hybonotum Zone; BSPM no. AS I 959. – Width of figure 19.3 cm.

series of the species *Aeger armatus* Oppel consists of exuviae of young individuals of *Aeger tipularius* (Schlotheim).

3. How to treat *Aeger tipularius* sensu Oppel

Mainly the revision of Jurassic decapods presented by Oppel (1862) has caused a considerable confusion in several species of the genus *Aeger* Münster, which is obvious in the list of synonyms given above. In contrast to Münster (1839), Oppel (1862) and especially Förster (1967) recognized the dorsal spine (rostrum) to be the best diagnostic character to differentiate the species. This view is generally accepted, not only for late Jurassic representatives of the genus (see Garassino & Teruzzi 1990). Förster even assumed a sexual dimorphism between a form with an extremely long rostrum which he – erroneously – determined as *Aeger tipularius* (Schlotheim) and another one, *A. elegans* Münster, with a moderately long, but distinctly differing rostrum. It is not the aim of this short note to deal with this idea of sexual dimorphism which could only be proved by excellently preserved material,

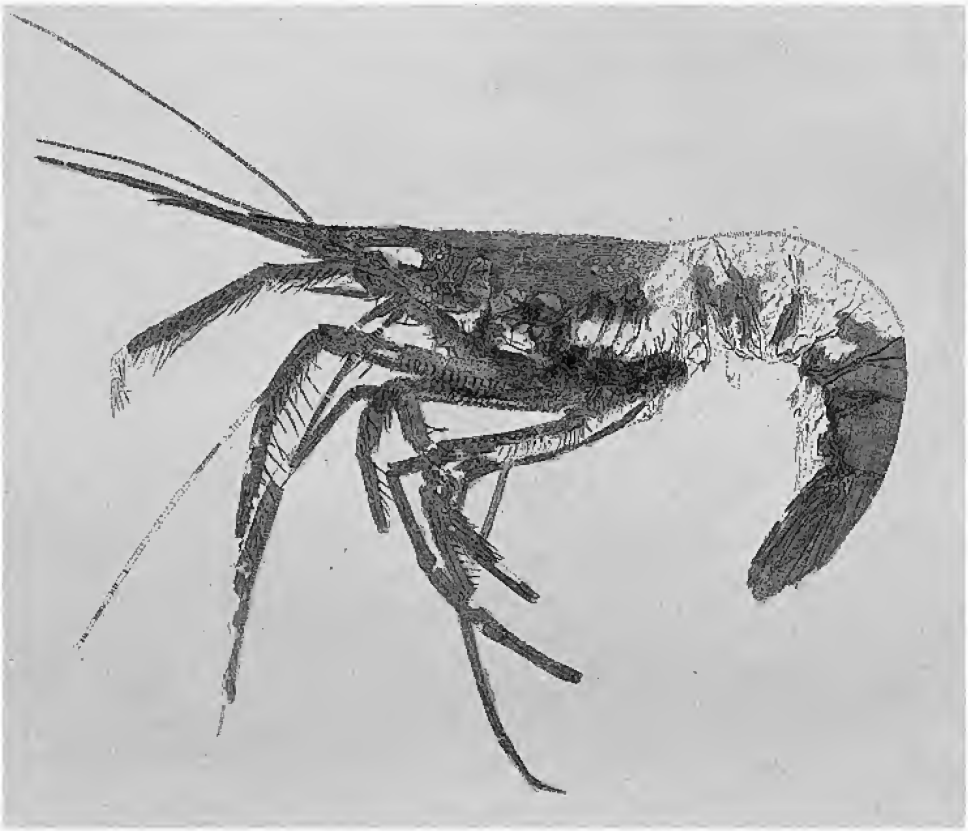


Fig. 5. *Aeger spinipes* (Desmarest), holotype (from Knorr 1755, pl. 13b, fig. 1), original specimen of unknown depository, probably lost. Note the long rostrum and the non-spinose chelae of the 3rd pereiopod! Solnhofen Lithographic Limestone, probably from the Eichstätt district, Early Tithonian, Hybonotum Zone. – Width of figure 14.5 cm.

statistical methods and a careful analysis of the finding levels and localities where the material comes from.

The above given investigation of the holotype of *Aeger tipularius* shows, that *Aeger bronni* Oppel and *Aeger armatus* Oppel are both junior synonyms of the true *Aeger tipularius* (Schlotheim). The more common form with an extremely long rostrum, and the 3rd pereiopod lacking spines which since Oppel has been thought to represent the typical "*tipularius*", however, does in fact not belong to this species. The oldest available name for Oppel's "*tipularius*" form is *Aeger spinipes* (Desmarest). Like *Aeger tipularius*, *Aeger spinipes* was published in 1822. Desmarest (1822) based his species "*Palaemon*" *spinipes* on a specimen figured by Knorr (1755, pl. 13b, fig. 1), which is hence the holotype, and he re-figured the original drawing given by Knorr. Since the fundamental revision of Oppel (1862), *Aeger spinipes* (Desmarest) was erroneously regarded as a synonym of *A. tipularius* (Schlotheim). Now the revision of Schlotheim's type specimen reveals that *Aeger spinipes* represents an independent valid taxon.

The holotype of *Aeger spinipes* (DESMAREST) is missing and seems to be lost. Only few specimens from the beautiful monograph of KNORR have been identified in the collections (CLEEVLEY 1983). Since the figures of the old literature are not easily available, the original figure of *Aeger spinipes* is reproduced herein (fig. 5). The most detailed reconstruction and description of this species was given by BALSS (1923, fig. 3, "*Aeger tipularius*"). In respect of articles 75.2–75.3 of the ICZN it is not necessary to designate a neotype for *Aeger spinipes* (DESMAREST).

References

ABEL, O. (1920): Lehrbuch der Paläozoologie. VII+500 pp., 700 figs.; Jena (Fischer).

– (1922): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. VII+643pp., 1+507 figs.; Jena (Fischer).

BALSS, H. (1923): Studien an fossilen Decapoden. – Paläont. Z., **5**: 123–147, 13 figs.; Berlin.

BARTHEL, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 pp., 16+64 pls., 50 figs.; Thun (Ott).

BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. (1990): Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology. IX+236 pp., 155 figs., 1 table; Cambridge (Cambridge University Press).

CLEEVLEY, R. J. (1983): World Palaeontological Collections. 365 pp.; London (British Museum, Natural History).

DESMAREST, A. G. (1822): Histoire Naturelle des Crustacés fossiles sous les rapports zoologiques et géologique. – *In*: BRONGNIART, A. & DESMAREST, A. G. (eds.): Dictionnnaire d'Histoire Naturelle, **28**: 138–425, 11 pls.; Paris (Levrault).

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **45**: 1–64, 59 figs.; Stuttgart.

ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXX+645 pp., 6 pls., 261+5 figs., 1 map; Stuttgart (Schweizerbart).

FÖRSTER, R. (1966): Über die Erymiden, eine alte, konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. – Palaeontographica, A, **125**: 61–175, 8 pls., 37 figs., 4 tables; Stuttgart.

– (1967): Zur Kenntnis natanter Jura-Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **7**: 157–174, 1 pl., 5 figs.; München.

– (1973): Untersuchungen an oberjurassischen Palinuridae (Crustacea, Decapoda). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **13**: 31–46, 8 figs.; München.

– (1977): Untersuchungen an jurassischen Thalassinoiden (Crustacea, Decapoda). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **17**: 137–156, 1 pl., 7 figs.; München.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 pl.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 pp., 600 figs.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 pp., 288+21 figs.; Korb (Goldschneck).

GARASSINO, A. & TERUZZI, G. (1990): The genus *Aeger* MÜNSTER, 1839 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). – Atti Soc. Ital. Sci. nat. Mus. Civ. Stor. nat. Milano, **131**/5: 105–136, 24 figs.; Milano.

GLAESSNER, M. F. (1929): Fossilium Catalogus, I. Animalia, **41**, Crustacea decapoda. 464 pp.; Berlin (Junk).

– (1965): Vorkommen fossiler Dekapoden (Crustacea) in Fisch-Schiefern. – Senckenbergiana Lethaea, **46**a (WEILER-Festschrift): 11–122, 10 figs.; Frankfurt.

– (1969): Decapoda. – *In*: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4/2: 399–651, 181 figs.; Boulder/Colorado (University of Kansas and Geol. Soc. of America).

KNORR, G. W. (1755): Sammlung von Merckwürdigkeiten der Natur und Alterthümern des Erdbodens, welcher petrifizierte Körper enthält. Theil 1. 1. Abschn. – 36 pp., 57 pls.; Nürnberg (Selbstverlag).

KRUMBIEGEL, G. & WALTHER, H. (1977): Fossilien. 336 pp., 58 pls., 250 figs., 10 tables., 1 map; Stuttgart (Enke).

– & – (1984): Fossilien (3rd ed.). 392 pp., 258 figs., 9 tables; Leipzig (VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie).

KUHN, O. (1961): Die Tier- und Pflanzenwelt des Solnhofener Schiefers. Mit vollständigem Arten- und Schriftenverzeichnis. – Geol. Bavar., **48**: 1–68, 1 fig.; München.

– (1963): Die Tierwelt des Solnhofener Schiefers. – Die Neue Brehm-Bücherei, **318**, 36 pp., 115 figs.; Wittenberg.

– (1966): Die Tierwelt des Solnhofener Schiefers (2nd ed.). – Die Neue Brehm-Bücherei, **318**, 40 pp., 144 figs.; Wittenberg.

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 pp., many figs.; Thun & München (Ott).

MALZ, H. (1976): Solnhofener Plattenkalk: Eine Welt in Stein. 106 pp., 12 pls., 95 figs.; Maxberg (Solnhofener Aktienverein).

MÜLLER, A. H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Stomochorda. XVIII+698 S., 854 Abb.; Jena (Fischer).

– (1978): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Hemichordata (2nd ed.). 748 pp., 852 figs.; Jena (Fischer).

MÜLLER, P., KROBICKI, M. & WEHNER, G. (2000): Jurassic and Cretaceous primitive crabs of the family Prosopidae (Decapoda: Brachyura) – their taxonomy, ecology and biogeography. – Ann. Soc. Geol. Polon., **70**: 49–79, 33 figs.; Warszawa.

MÜNSTER, G. v. (1839): Decapoda Macroura. Abbildung und Beschreibung der fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. – Beitr. Petrefactenkde., **2**: 1–88, 29 pls.; Bayreuth.

MUNDLOS, R. (1976): Wunderwelt in Stein. Fossilfunde – Zeugen der Urwelt. 280 pp., many figs.; Gütersloh (Bertelsmann).

OPPEL, A. (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 pls.; Stuttgart.

POLZ, H. (1999): *Etallonia hoellorum* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Axiidae) aus dem Oberkimmeridgium der südlichen Frankenalb. – Archaeopteryx, **17**: 33–39, 1 pl., 2 figs., 2 tables; München.

– (2000): *Glyphea viohli* sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Glypheidae) aus den Solnhofener Plattenkalken. – Archaeopteryx, **18**: 17–25, 2 pls., 2 figs., 1 table; München.

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 pp., 100 pls., 45 figs.; Tübingen (Laupp).

– (1865–1866): Handbuch der Petrefaktenkunde (2nd ed.), 982 pp.; Tübingen (Laupp).

– (1883–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde (3rd ed.). 608 pp., 100 pls.; Tübingen (Laupp).

RICHTER, A. E. (1981): Handbuch des Fossiliensammlers. 461 pp., many figs.; Stuttgart (Franckh).

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (2000): Die Plattenkalke von Schernfeld (Landkreis Eichstätt). 128 pp., 8 pls., 182 figs.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

ROGER, J. (1953): Sous-classe des Malacostracés (Malacostraca LATREILLE 1806). – *In*: PIVETEAU, J. (ed.): Traité de Paléontologie, Tome III, Onychophores, arthropodes, échinodermes, stomochordates: 309–378, 10 pls.; Paris (Masson).

SCHLOTHEIM, E. F. v. (1820): Die Petrefactenkunde auf dem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. LXII+437 pp., pl.; Gotha (Becker).

– (1822): Nachträge zur Petrefactenkunde, **1**: 1–100, 21 pls.; Gotha (Becker).

SCHWEIGERT, G. (2001): Dimorphismus bei Krebsen der Gattung *Cycleryon* (Decapoda, Eryonidae) aus dem Oberjura Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **305**: 1–21, 5 pls., 2 figs.; Stuttgart. – [2001a]

– (2001): Eine neue Art der Gattung *Antrimpos* MÜNSTER (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, SW-Deutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **307**: 1–33, 6 figs., 8 pls.; Stuttgart. – [2001b]

SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (1999): Neubeschreibung von „*Eryon longipes* O. FRAAS“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **274**: 1–19, 5 pls., 1 fig.; Stuttgart.

VIOHL, G. (2000): Die Solnhofener Plattenkalke, oberer Jura. – *In*: PINNA, G. & MEISCHNER, D. (eds.): Europäische Fossillagerstätten. 143–150, 8 pls., 12 figs.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – Jenaische Denkschriften, **11**: 133–214, 1 pl., 21 figs.; Jena.

WEHNER, G. (1988): Über die Prosoponiden (Crustacea, Decapoda). – Inaugural-Diss. Univ. München. 154 pp., 7 pls., 34 figs.; München (Selbstverlag).
WOODS, H. (1925): A Monograph of the fossil macrourous Crustacea of England. – Mem. Palaeont. Soc. London, **77**: 17–40, 4 pls.; London.
ZIEGLER, B. (1987): Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **23**: 1–71, 11 pls., 51+6 figs.; Stuttgart.

Address of the author:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 310	95 S., 9 Taf., 8 Abb., 20 Tab.	Stuttgart, 30. 11. 2001

Stratigraphie und Säugetierfaunen der Brackwassermolasse in der Umgebung von Ulm (Südwestdeutschland)

Stratigraphy and mammal faunas of the Brackwassermolasse in the surroundings of Ulm (Southwest Germany)

Von Volker J. Sach & Elmar P. J. Heizmann, Stuttgart

Mit 9 Tafeln, 8 Abbildungen und 20 Tabellen

Abstract

The mammal-bearing sites of the Brackwassermolasse (Brackish Water Molasse) in the vicinity of Ulm have been studied with regard to their fossil content and have been biostratigraphically evaluated. Considering the lithological evidence, the following correlations have been found for the most important sites:

The fauna Eggingen-Mittelhart 3 from the Basis-Geröllhorizont (basal pebble horizon) of the Grimmelfingen Beds corresponds to the mammal unit MN 4. The age of the fauna of Langenau 1, an equivalent of the Kirchberg Beds, is exactly correlative with MN 4b. Illerkirchberg 1, a fauna from the lowermost Suevicus Sands (beds with *Viviparus suevicus*), can only be correlated with the units MN 4 to 5. The fauna of Gerlenhofen indicates MN 4b to 5; it was found in a transitional facies between the Kirchberg Beds and the Upper Freshwater Molasse.

The hitherto accepted correlation of the Grimmelfingen and Kirchberg Beds is supported by these results. The Brackwassermolasse faunas of the Ulm area unambiguously correspond to the mammal unit MN 4. There is no indication of a younger biostratigraphic correlation. Pre-Riesian mammal faunas of the Upper Freshwater Molasse are correlating with MN 4b to MN 5. The Brockhorizont (a horizon of coarse-grained material ejected by the Ries impact) of the Upper Freshwater Molasse, which correlates with the Ries impact, contains faunas transitional between MN 5 and MN 6. The biostratigraphic situation demonstrated here is not consistent with the concept of Buchner et al. (1996, 1998). These authors regard the Grimmelfingen Beds as post-Riesian sediments, consequently later than MN 5.

The section of Ringingen-Frontal exhibits a continuous succession with the Grimmelfingen Beds at the bottom, followed by equivalents of the Suevicus Sands and the Kirchberg Beds on the top. In the field there is no indication of a reverse stratigraphic sequence, i. e. Kirchberg Beds below the Grimmelfingen Beds, as postulated by Buchner et al. (1998).

Teeth of sharks and rays as well as shells of *Viviparus* have been sampled from the sediments at the bottom and the top of the Grimmelfingen Beds. The state of preservation of the marine to brackish faunal elements clearly suggests an autochthonous origin. Consequently, marine influence must be assumed for the sedimentation of the Grimmelfingen Beds.

Résumé

Les faunes de mammifères de la Brackwassermolasse (molasse saumâtre) dans la région d'Ulm sont étudiées et leur biostratigraphie est établie. Prenant également en considération la lithologie des sédiments, les localités peuvent être classées selon leur âge de la manière suivante:

La faune d'Eggingen-Mittelhart 3 se trouve dans l'horizon basal de cailloux des Grimmelfinger Schichten (sables de Grimmelfingen). Elle appartient à la zone MN 4. L'âge de la faune de Langenau 1 (équivalent des Kirchberger Schichten = argiles de Kirchberg) peut être précisé comme MN 4b. Celui de la faune d'Illerkirchberg 1, provenant de la base des Suevicus-Schichten (niveaux à *Viviparus suevicus*), est compris entre MN 4 et MN 5. La faune de Gerlenhofen permet une datation de MN 4b à MN 5. Elle provient d'un faciès transitoire compris entre les Kirchberger Schichten et l'Obere Süßwassermolasse (molasse d'eau douce supérieure).

Ces résultats supportent l'interprétation stratigraphique traditionelle de ces sédiments. Les faunes de la Brackwassermolasse de la région d'Ulm appartiennent certainement à la zone mammalienne MN 4. Rien n'indique un âge biostratigraphique plus jeune. Les faunes mammaliennes de la partie de l'Obere Süßwassermolasse, qui c'est déposée avant l'impact du Ries, appartiennent aux zones MN 4b à MN 5. Le Brockhorizont (horizon à pierres projetées) dans l'Obere Süßwassermolasse, corrélé à cet impact, contient des faunes appartenant à la zone transitoire entre MN 5 et MN 6. Cette situation biostratigraphique n'est pas compatible avec l'interprétation de Buchner et al. (1996, 1998). D'après ces auteurs le dépôt des Grimmelfinger Schichten serait postérieur à l'impact du Ries, donc d'un âge plus récent que MN 5.

Le profil de la sablière Ringingen-Frontal montre une succession concordante, commençant à la base avec les Grimmelfinger Schichten, recouverts par les équivalents des Suevicus-Schichten, puis par les Kirchberger Schichten. Les observations de terrain n'apportent aucune preuve en faveur d'un ordre différent, c'est-à-dire d'une superposition des Grimmelfinger Schichten au-dessus des Kirchberger Schichten.

A la base et dans la partie supérieure des Grimmelfinger Schichten ont été trouvées des dents de requins et de raies ainsi que des coquilles de *Viviparus*. L'état de conservation de ces éléments de faune marine et saumâtre indique un dépôt autochthone dans les sédiments. En conséquence, une influence marine devait probablement exister pendant la sédimentation des Grimmelfinger Schichten.

Kurzfassung

Die Säugetier-Fundstellen der Brackwassermolasse in der Umgebung von Ulm wurden hinsichtlich ihres Fossilinhaltes untersucht und biostratigraphisch ausgewertet. Unter Berücksichtigung lithologischer Befunde konnten dadurch folgende Alterseinstufungen für die wichtigsten Fundstellen erarbeitet werden:

Die Fauna Eggingen-Mittelhart 3 aus dem Basis-Geröllhorizont der Grimmelfinger Schichten erlaubt eine sichere stratigraphische Einordnung in die Säugerzone MN 4. Das Alter der Fauna von Langenau 1 (Äquivalent der Kirchberger Schichten) läßt sich exakt auf MN 4b festlegen. Illerkirchberg 1, eine Fauna aus basalen Suevicus-Schichten, kann altersmäßig nur auf die Zonen MN 4 bis MN 5 eingeengt werden. Die Fauna Gerlenhofen ermöglicht eine Datierung auf MN 4b bis MN 5; sie stammt aus einer Übergangsfazies zwischen den Kirchberger Schichten und der Oberen Süßwassermolasse.

Durch diese Ergebnisse wird die bisherige Vorstellung zur Alterseinstufung der Grimmelfinger und Kirchberger Schichten unterstützt. Die Faunen aus der Brackwassermolasse der Ulmer Gegend gehören eindeutig der Säugerzone MN 4 an. Hinweise auf ein jüngeres biostratigraphisches Alter liegen nicht vor. Präriesische Säugerfaunen der Oberen Süßwassermolasse gehören den Zonen MN 4b bis MN 5 an. Der mit dem Ries-Impakt korrelierte Brockhorizont in der Oberen Süßwassermolasse enthält Faunen aus dem Übergangsbereich der Zonen MN 5 und MN 6. Die aufgezeigte biostratigraphische Situation läßt sich mit der Argumentation von Buchner et al. (1996, 1998) nicht vereinbaren. Diese Autoren betrachten die Grimmelfinger Schichten als postriesische Sedimente, also jünger als MN 5.

Der Aufschluß Ringingen-Frontal zeigt im Profil eine konkordante Abfolge von Grimmelfinger Schichten im Liegenden, Äquivalenten der Suevicus-Schichten darüber und schließlich Kirchberger Schichten im Hangenden. Hinweise auf eine umgekehrte stratigraphische Abfolge, also auf eine Lagerung der Kirchberger Schichten unter den Grimmelfinger

Schichten, wie BUCHNER et al. (1998) postulierten, konnten im Gelände nicht gefunden werden.

Aus Sedimenten an der Basis und im hangenden Bereich der Grimmelfinger Schichten konnten Hai- und Rochenzähne sowie Gehäuse von *Viviparus* geborgen werden. Der Erhaltungszustand dieser marinen bis brackischen Faunenelemente spricht deutlich für ein autochthones Vorkommen. Folglich müssen marin beeinflußte Verhältnisse während der Ablagerung der Grimmelfinger Schichten angenommen werden.

Inhalt

1. Einleitung 4
  1.1. Zielsetzung 4
  1.2. Abkürzungen 5
  1.3. Geologischer Überblick 5
  1.4. Methodik 8
2. Fundstellen 9
  2.1. Eggingen-Mittelhart 3 10
  2.2. Eggingen-Schleiche 12
  2.3. Altheim-Breitenlauh 1 u. 2 12
  2.4. Ringingen-Frontal 1 u. 2 15
  2.5. Illerkirchberg 1 17
  2.6. Langenau 1 u. 2 19
  2.7. Baggersee Freudenegg 22
  2.8. Grimmelfingen 24
  2.9. Gerlenhofen 25
3. Systematischer Teil (Mammalia) 26
  3.1. Vorbemerkungen 26
  3.2. Eggingen-Mittelhart 3 26
  3.3. Langenau 1 44
4. Biostratigraphischer Teil 49
  4.1. Allgemeines 49
  4.2. Säugerstratigraphische Einstufung der wichtigsten Fundstellen 49
    4.2.1. Eggingen-Mittelhart 3 50
    4.2.2. Illerkirchberg 1 55
    4.2.3. Langenau 1 55
    4.2.4. Langenau 2 56
    4.2.5. Grimmelfingen 56
    4.2.6. Gerlenhofen 56
5. Ergebnisse und Diskussion 57
6. Literatur 61
7. Anhang 69
  7.1. Systematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Säugetiertaxa 69
  7.2. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Amphimoschus pontileviensis* 72
  7.3. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Plesiaceratherium lumiarense* 73
  7.4. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Prosantorhinus douvillei* 74
  7.5. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Deinotherium bavaricum* 76
Tafeln 78

Dank

Unser Dank gilt zunächst der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG), welche durch ihre Förderung die Durchführung des Projektes überhaupt ermöglichte. Für die Bearbeitung des Säugermaterials standen die Einrichtungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS) zur Verfügung. Hierfür sind wir dem Direktor i. R. Herrn Prof. Dr. C. KÖNIG und seinem kommissarischen Nachfolger Herrn Prof. Dr. V. WIRTH zu großem Dank verpflichtet. Darüber hinaus wurde die Studie durch zahlreiche weitere Hilfestellungen unterstützt:

Die Herren Dr. G. BECHLY, Dr. G. BLOOS, Dr. R. BÖTTCHER, Dr. G. SCHWEIGERT, Prof. Dr. M. URLICHS, Dr. M. WARTH und Dr. R. ZIEGLER (alle SMNS), Herr Prof. Dr. K. HEISSIG und

Frau Prof. Dr. B. Reichenbacher (beide Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München) sowie die Herren Dr. E. Buchner (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart), Dr. B. Engesser (Naturhistorisches Museum Basel), Dr. H.-J. Gregor (Naturmuseum Augsburg), Prof. Dr. H.P. Luterbacher (Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen) und Prof. Dr. J. C. Tipper (Geologisches Institut der Universität Freiburg) standen für anregende Diskussionen zum Thema des Projekts zur Verfügung und lieferten wertvolle Informationen.

Verdienste für kooperative Sammlungstätigkeit erwarben sich neben Frau R. Bauer (Mundingen; Coll. † W. P. Bauer) die Herren H. Bracher (Altheim/Alb), K. Budimacz (Ulm), E. Galajda (Gerstetten), K.-D. Hildebrandt (Ulm-Ermingen), J. Löffler (Illerrieden), R. Mick (Wullenstetten), P. Ramminger (Erbach) und H. Rau-Ickler (Ulm). Sie alle haben uns bereitwillig Fundstücke aus ihren Sammlungen zur Bearbeitung anvertraut und zusätzlich wichtige Auskünfte zu den Fundpunkten gegeben. R. Bauer und H. Bracher sind wir zu besonderem Dank verpflichtet, da sie uns nicht nur ihre Sammlungen zugänglich machten, sondern dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart auch zahlreiche Säugerbelege von Eggingen-Mittelhart 3 schenkungsweise überließen. Fossilmaterial dieser Fundstelle erwarb das Stuttgarter Naturkundemuseum bereits 1976 durch Ankauf aus der Sammlung von E. & M. Ulmer (Ulm).

Herr Dr. G. Thost (Neu-Ulm) hat uns dankenswerterweise die Überprüfung bzw. Bestimmung der im Neu-Ulmer Rathaus ausgestellten Wirbeltierfunde von Gerlenhofen ermöglicht und außerdem Informationen zur Geologie dieser Lokalität sowie zur genauen Herkunft der Funde gegeben.

Bei der Bestimmung von niederen Wirbeltieren und von Kleinsäugern waren uns freundlicherweise Dr. R. Böttcher und Dr. R. Ziegler behilflich. Ihnen und Herrn Dipl.-Geol. H.-J. Niederhöfer (SMNS), der uns Hilfestellung bei der Bestimmung von Molluskenresten gab, danken wir für die kollegiale Zusammenarbeit.

Die sorgfältige, z.T. sehr zeitraubende Präparation einzelner Fundstücke besorgte Herr P. Riederle (SMNS). Die umfangreichen fotographischen Vorarbeiten zur Erstellung der Fototafeln erledigte Frau R. Harling (SMNS), eine Graphik wurde von Herrn R. Baumann (SMNS) angefertigt. Auch ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Dr. G. Bloos und Dr. R. Ziegler danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, dem erstgenannten zusätzlich für die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

1. Einleitung

1.1. Zielsetzung

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen eines Projektes der Deutschen Forschungsgemeinschaft (He 873/3) durchgeführt. Gegenstand der Untersuchung ist die paläontologische, teilweise auch sedimentologische Bearbeitung der am Nordrand des süddeutschen Molassebeckens in der Ulmer Gegend aufgeschlossenen Grimmelfinger Schichten, Suevicus-Schichten und Kirchberger Schichten (Brackwassermolasse). Ein wesentliches Ziel war dabei die Erfassung der Säugetierfaunen dieser Ablagerungen, insbesondere der Grimmelfinger Schichten. Darüber hinaus sollte mittels biostratigraphischer Methoden versucht werden, möglichst genaue Aussagen zur bisher nicht zweifelsfrei geklärten Alterseinstufung der Grimmelfinger Schichten zu erhalten. Neben bereits bekannten Fundstellen konnten in diesem Zusammenhang neue Fundpunkte und Aufschlüsse ausgewertet werden.

Anhand der stratigraphischen Ergebnisse sollten die von Buchner et al. (1996, 1998) aufgrund sedimentpetrographischer Befunde vorgenommenen Interpretationen überprüft werden, insbesondere die Korrelation der Grimmelfinger Schichten mit dem Ries-Impakt bzw. mit Sedimenten der Oberen Süßwassermolasse. Als wesentliches Argument dient den Autoren hierfür der mutmaßliche Nachweis stoßwellenmetamorph beanspruchter Quarzkörner, die aus Grimmelfinger Schichten der Ulmer Region stammen. Die Grimmelfinger Schichten werden deshalb von ihnen etwa 2,5 Millionen Jahre jünger eingestuft, als bisher angenommen.

1.2. Abkürzungen

USM = Untere Süßwassermolasse
OMM = Obere Meeresmolasse
BM = Brackwassermolasse
GR = Grimmelfinger Schichten
KI = Kirchberger Schichten
OSM = Obere Süßwassermolasse

L = Länge
B = Breite
B_v = vordere Zahnbreite
B_h = hintere Zahnbreite
D_{AP} = antero-posteriorer Durchmesser
D_{ML} = medio-lateraler Durchmesser
D_T = transversaler Durchmesser
Ø = Durchmesser (allgemein)

BSP = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie u. historische Geologie, München
HVNU = Historischer Verein Neu-Ulm
IGPT = Institut und Museum für Geologie u. Paläontologie der Universität Tübingen
MFVG = Museum des Mineralien- u. Fossilien-Vereins Gerstetten
NBZU = Naturkundliches Bildungszentrum der Stadt Ulm
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

1.3. Geologischer Überblick

Die Ablagerungsverhältnisse der untersuchten Brackwassermolasse sind komplex und werden teilweise kontrovers diskutiert. Daher wird nachfolgend zunächst ein Überblick über den aktuellen Kenntnisstand der geologischen Verhältnisse gegeben (vgl. Abb. 8).

Nach der Regression des OMM-Meeres (im späten Untermiozän) entstanden im süddeutschen Molassebecken faziell stark wechselnde Ablagerungsverhältnisse. Das Auftauchen aus der Meeresbedeckung führte im nordwestlichen Randbereich des Beckens zur Entwicklung des Albsteins, eines terrestrischen, weitgehend fossilleeren Knollenkalkes. Dieser entstand auf der sogenannten Albsteinschwelle, die vom Bodensee-Gebiet über Oberschwaben bis nordwestlich von Augsburg reicht, wohl während Trockenperioden als limnischer Krustenkalk, teilweise auch durch Kalkausfällung in Bodenhorizonten (Näheres in Kiderlen 1931; Lemcke et al. 1953; Rutte 1955; Nägele 1962; Zöbelein 1985; Doppler & Schwerd 1996). Nördlich der Albsteinschwelle entwickelte sich mit der Graupensandrinne (ausführliche Beschreibungen: Moos 1925: 204–227; Kiderlen 1931: 265–308) ein etwa 8 bis 13 Kilometer breiter Bereich, in dem die dort vorhandenen Sedimente der OMM und teilweise auch der USM ausgeräumt wurden. Nur innerhalb der „erweiterten Graupensandrinne“ (sensu Haus 1951) sind Ablagerungen der OMM erhalten geblieben. Dieser Rinnenabschnitt ist bis zu 25 Kilometer breit und beschränkt sich auf das westliche Bodenseegebiet (Haus 1951 u. 1952; Werner 1975 u. a.).

Die NE-SW streichende Graupensandrinne verläuft annähernd entlang dem Südostrand des Fränkisch-Schwäbischen Jura. Ihre Länge beträgt in Luftlinie etwa 260 Kilometer, gemäß den Vorkommen von Grimmelfinger Schichten bei Manching und Ingolstadt (Nachweis durch Bohrungen: Zöbelein & Füchtbauer 1986) bis nach Riedern am Sand (Oberflächenaufschlüsse). Stratigraphische Äquivalente der Rinnensedimente südlich der Albsteinschwelle sind bisher nicht identifiziert. Nach Zöbelein (1995: 6) sind bis Regensburg weitere 55 Kilometer Oberstrom hinzuzurechnen. Für die Anlage der Graupensandrinne wird eine bereits zuvor aktive tektonische Senkungszone angenommen (Kiderlen 1931: 278–280; Werner 1966: 114), für die es allerdings keinen konkreten Nachweis gibt. Die Eintiefung der Rinne beträgt am Nordrand durchschnittlich 60–80 Meter, maximal bis 100 Meter (nach Zöbelein 1995: 13–14), am Südrand dagegen kaum mehr als 40 Meter. Dieser Unterschied beruht auf unterschiedlicher tektonischer Hebung vor und/oder während der Eintiefung der Graupensandrinne; diese Heraushebung war, im Sinne einer Kippung, im Norden stärker als im Süden. Das Liegende der basalen Rinnenfüllung bilden größtenteils Sedimente der USM, gebietsweise im Norden auch Kalke des Weißjura (Moos 1925; Kiderlen 1931; Schreiner 1976 u. 1978). Im Südwesten sind im Liegenden Sedimente der OMM erhalten (Haus 1951; Schreiner 1976).

Der Verlauf der Graupensandrinne mit ihrem Beginn in der Regensburger Gegend und ihren Hauptzuflüssen Ur-Main aus dem Saxothuringikum (Frankenwald) und Ur-Naab aus dem Moldanubikum (Fichtelgebirge, Oberpfälzer Wald) ist unbestritten (Lemcke 1985; Zöbelein 1995, Abb. 1; Reichenbacher et al. 1998a, Abb. 2; Buchner et al. 1998: 307). Hinweise auf die Entwässerung der Rinne von NE nach SW geben die nach SW gerichtete Schrägschichtung, die Geröllführung (Lyditähnliche Kieselschiefer) sowie der Schwermineralgehalt (u. a. Zirkon, Rutil, Disthen, Turmalin) der Grimmelfinger Schichten (Kiderlen 1928 u. 1931; Lemcke 1985; Zöbelein & Füchtbauer 1986; Doppler 1989). Von Norden her mündeten eine Reihe von Seitenflüssen in die Graupensandrinne, bei Ulm wahrscheinlich auch ein von Süden kommender Nebenfluß (Heling 1966: 192–193; Doppler 1989: 109). Während der Nordrand der Graupensandrinne (Kontakt mit der USM bzw. mit dem Weißjura) durch Oberflächenaufschlüsse gut belegt ist, fehlen bisher sichere Aufschlüsse der südlichen Rinnenbegrenzung (Kontakt zum Albstein).

Im Bereich der Graupensandrinne wurden nach dem Hiatus, der zur Zeit der Eintiefung der Rinne (Erosionsphase) bestand, zunächst die Grimmelfinger Schichten, darüber die Suevicus-Schichten und dann die Kirchberger Schichten abgelagert. In der vorliegenden Arbeit wird diese Schichtenabfolge aufgrund des Vorkommens mariner bzw. brackischer Faunenelemente (Mollusken, Ostracoden, Fische und marine Säugetiere; Kap. 2) als Brackwassermolasse zusammengefaßt (vgl. dagegen Buchner et al. 1998). Nach Ebert (1992), Luterbacher (2000) und Asprion & Aigner (2000) läßt sich die marine Beeinflussung der Graupensandrinnen-Füllung auch sedimentologisch – anhand verschiedener Schrägschichtungstypen – belegen; die Autoren weisen auf einen ästuarinen Charakter der Grimmelfinger Schichten mit tidalen Einflüssen hin. Andere Autoren (z.B. Kiderlen 1931: 302; Heling 1966: 200; Zöbelein 1995; Buchner et. al. 1999) deuten diese Ablagerungen jedoch als fluviatile Bildungen ohne Anzeichen mariner Beeinflussung.

Die von Moos (1925) nach der Typuslokalität Grimmelfingen (ca. 7 km SW' von Ulm; Kap. 2.8) benannten „Grimmelfinger Graupensande“ bzw. Grimmelfinger Schichten bestehen hauptsächlich aus feinkiesreichen Quarzsanden in Wechsellagerung mit Feinkies-Horizonten. Untergeordnet kommen auch feinerkörnige Sedimente (Feinsande, Tonlagen) vor. Die in der Ulmer Gegend bis etwa 20 Meter mächtigen Grimmelfinger Schichten sind meist rostgelb oder grau gefärbt und weitgehend karbonatfrei. Charakteristisch sind außerdem der hohe Feldspat-Gehalt (Orthoklas), rötliche Quarze, Hornsteine, schwarze – teilweise auch weißgebänderte – Kieselschiefer („Lydite“) und Kristallin-Bruchstücke (Moos 1925; Kiderlen 1931; Heling 1966; Lemcke 1985).

In jüngster Zeit konnten von Buchner et al. (1996) in Graupensanden der Grimmelfinger Schichten Quarzkörner mit planaren Elementen entdeckt werden. Die Autoren interpretierten diese Befunde als Nachweis von Stoßwellenmetamorphose und korrelierten die Grimmelfinger Schichten daraufhin mit dem Ries-Impakt im frühen Mittel-Miozän. Nach gängiger Vorstellung wurden die Grimmelfinger Schichten jedoch rund 2,5 Millionen Jahre vor dem Riesereignis, also im späten Unter-Miozän abgelagert, so daß die Interpretationen von BUCHNER et al. (1996) einen heftigen wissenschaftlichen Meinungsstreit entfachten (vgl. LEMCKE 1997; REICHENBACHER et al. 1998a; BUCHNER 1998; BUCHNER et al. 1998; REICHENBACHER et al. 1998b; BUCHNER et. al. 1999).

Fossilien sind in den Grimmelfinger Schichten sehr selten zu finden, abgesehen von limonitisierten Holzresten und mit Ausnahme der Aufschlüsse im südwestlichen Bereich der Graupensandrinne (im Klettgau). Durch zahlreiche Austernschalen und Haifischzähne zeigt sich dort vermutlich der Einfluß des in der Schweiz noch vorhandenen OMM-Meeres. Zusätzlich sind Verzahnungen von Grimmelfinger Schichten mit von Westen geschütteten marinen Austern-Nagelfluhen zu beobachten (MOOS 1925; KIDERLEN 1931; BAUSCH et al. 1989). Bei Riedern am Sand wurden Fossilien von Reptilien und Seekühen gefunden, dazu eine knapp 20 Arten umfassende Fauna von Landsäugetieren (HEIZMANN 1992: 25). Im nordöstlichen Bereich der Graupensandrinne konnten an wenigen Lokalitäten, zum Beispiel bei Eggingen und Altheim, Wirbeltierreste geborgen werden (Kap. 2.1–2.4). Die artenreichste Fauna von dort, Eggingen-Mittelhart 3, stammt aus dem Basis-Geröllhorizont der Grimmelfinger Schichten. An dieser Fundstelle sind neben marinen Faunenelementen, wie Cetaceen- und Haifischzähnen, vor allem Landsäugetiere nachgewiesen, die teilweise aus der USM aufgearbeitet sind.

Ein Hauptbestandteil des genannten Basis-Geröllhorizonts sind ungerundete Süßwasserquarzit-Fragmente, zum Teil mit Schilfresten in situ; ein Quarzitblock erreichte etwa 1 Meter Länge. Auf Grund ihrer Erhaltung, ihrer Häufigkeit und ihrer vereinzelt beträchtlichen Größe sind sie wahrscheinlich aus einem nahe gelegenen Vorkommen umgelagert und dann an der Basis der Grimmelfinger Schichten konzentriert worden.

In der Ulmer Gegend werden die Grimmelfinger Schichten durch die bis über 13,5 Meter mächtigen Suevicus-Schichten (= Zwischenschichten) überlagert, glimmerreiche Schluffe und Feinsande mit kalkigen Konkretionen. Lokal kommen Horizonte mit zahlreichen Gehäusen von *Viviparus suevicus* und Resten von Wirbeltieren vor (z.B. bei Illerkirchberg, Kap. 2.5). In vorliegender Arbeit werden die Suevicus-Schichten als eigene lithostratigraphische Einheit behandelt, da sie bisher weder den Grimmelfinger Schichten noch den Kirchberger Schichten eindeutig zugeordnet werden konnten. Lithologisch und faunistisch handelt es sich um eine vermittelnde Übergangsfazies zwischen diesen beiden Schichtkomplexen.

Über den Suevicus-Schichten folgen stratigraphisch die Kirchberger Schichten (sensu SANDBERGER 1875; näheres in ESER 1848; KRANZ 1904; MOOS 1925: 227–238; KIDERLEN 1931: 308–312). Diese werden als Sedimente einer letzten Transgression des schweizerischen OMM-Meeres in die Graupensandrinne interpretiert (LEMCKE 1972, 1988). An der Typuslokalität Illerkirchberg bestehen sie vorwiegend aus fossilreichen Mergeln und Tonen. Die Mächtigkeit der Kirchberger Schichten (ohne die Suevicus-Schichten) beträgt im Ulmer Gebiet und an der Typuslokalität bis etwa 10 Meter (vgl. REICHENBACHER 1989, Abb. 3).

Die Kirchberger Schichten enthalten eine charakteristische brackische Mikro-

und Makrofauna (Schlickum 1963; Reichenbacher 1989, 1993 u.a.). An Fossilien sind außer den sehr häufigen Mollusken (u.a. Congerien, Cardiiden), vollständige Fischskelette, Otolithen, Ostracoden und Pflanzenreste bekannt geworden. Lokal kommen auch Fossilien von Klein- und Großsäugern vor (z.B. Fundstelle Langenau, Kap. 2.6).

Die Hangendgrenze der Kirchberger Schichten zur basalen OSM verläuft unscharf und kann nur mit Hilfe faziesabhängiger Fossilien (vor allem Mollusken und Otolithen) festgestellt werden. Aus Sedimenten dieser brackisch bis rein fluviatilen Übergangsbildungen konnten bei Gerlenhofen (Landkreis Neu-Ulm) auch Reste von Großsäugern geborgen werden (Kap. 2.9). Mit der auf die Übergangsbildungen erfolgten Ablagerung der „älteren Serie" der OSM (sensu Dehm 1955) kam es dann endgültig zur Auffüllung der Graupensandrinne.

1.4. Methodik

Die Grundlage für die sedimentologischen und lithostratigraphischen Ergebnisse vorliegender Arbeit bilden die in den Jahren 1999 und 2000 erfolgten Geländearbeiten im Gebiet zwischen Grimmelfingen und Ehingen sowie am Illersteilhang bei Unter- und Oberkirchberg. Durch die Überprüfung zahlreicher Sand- und Kiesgruben in dieser Gegend konnten neue Fossilfundstellen, Altheim-Breitenlauh 1 u. 2 sowie Ringingen 1 u. 2, entdeckt werden.

Die Höhenlagen der untersuchten Fundstellen wurden über Fixpunkte (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Stuttgart) mit einem Nivelliergerät ermittelt. Für die topographische Position dieser Fundstellen werden Gauss-Krüger-Koordinaten angegeben, welche den Blättern der Topographischen Karte 1:25.000 (TK 25) entnommen wurden. Die grobe geographische Lage der jeweiligen Fundorte kann der Abbildung 1 entnommen werden.

Zur Gewinnung kleiner Fossilreste, möglichst von Kleinsäugern, wurden Schlämmproben aus unterschiedlichen Horizonten genommen: eine Probe aus der USM, sieben Proben aus den Grimmelfinger Schichten und eine Probe aus den Kirchberger Schichten. Hiervon lieferte nur die Schlämmprobe aus der USM (Alth.-Bl. 1) eine beträchtliche Anzahl an Kleinsäugerbelegen. Pflanzen- und Molluskenreste sowie Zähne von Fischen, Amphibien und Säugern enthielten darüber hinaus eine Probe aus den Grimmelfinger Schichten (Ring.-Ft. 1) sowie die Probe aus den Kirchberger Schichten (Ring.-Ft. 2). Zusätzlich wurden Sedimentproben (etwa 1500 kg) der Fundstelle Langenau 1 aufgearbeitet, die ebenfalls zahlreiche Reste von Pflanzen (Fruktifikationen), Wirbellosen und Wirbeltieren lieferten.

Zur biostratigraphischen Einordnung der bearbeiteten Fundstellen wurden die Überreste von Klein- und Großsäugern untersucht. Hierzu lieferten hauptsächlich die durch charakteristische Schmelzmuster gekennzeichneten Zähne eine zuverlässige Datenbasis. Die Bestimmung des Fossilmaterials erfolgte anhand vergleichend-anatomischer Gesichtspunkte (morphologische Analyse) sowie über die Größenverhältnisse der Zähne (metrische Analyse). Zahnterminologie und Meßmethoden werden in Kap. 3.1 erläutert. Die Reste von Großsäugern konnten teilweise direkt mit dem Originalmaterial von anderen Fundstellen (z.B. Baltringen, Engelswies, Sandelzhausen, Steinheim a. A.) in den Sammlungen Stuttgart, Tübingen, München und Basel verglichen werden, ansonsten erfolgte die Bestimmung mit Hilfe von Abgüssen oder über die einschlägige Literatur. Die Thematik der vorliegenden Arbeit und die Fülle des Materials ließen es aber nicht zu, sämtliche Säugertaxa mit gleicher Intensität zu untersuchen. Deswegen wurde insbesondere auf diejenigen Faunenelemente intensiver eingegangen, welche interessante biostratigraphische Ergebnisse versprachen.

In den Fossillisten der einzelnen Fundstellen (Kap. 2) sind außer den Säugetieren auch niedere Wirbeltiere und z.T. Wirbellose aufgeführt. Eine über die Bestimmung hinausgehende Untersuchung wurde bei den beiden letzteren Gruppen nicht vorgenommen.

2. Fundstellen

Die zehn hier behandelten Lokalitäten liegen im Bereich der Graupensandrinne am Nordrand der süddeutschen Molasse. Es sind dies die bisher bekannten Säugetier-Fundstellen der Brackwassermolasse im Raum zwischen Ehingen und Ulm (Hochsträß und nördliches Illertal) sowie im nordöstlich anschließenden Gebiet bis Langenau. Die geographische Lage der einzelnen Fundstellen geht aus Abbildung 1 hervor.

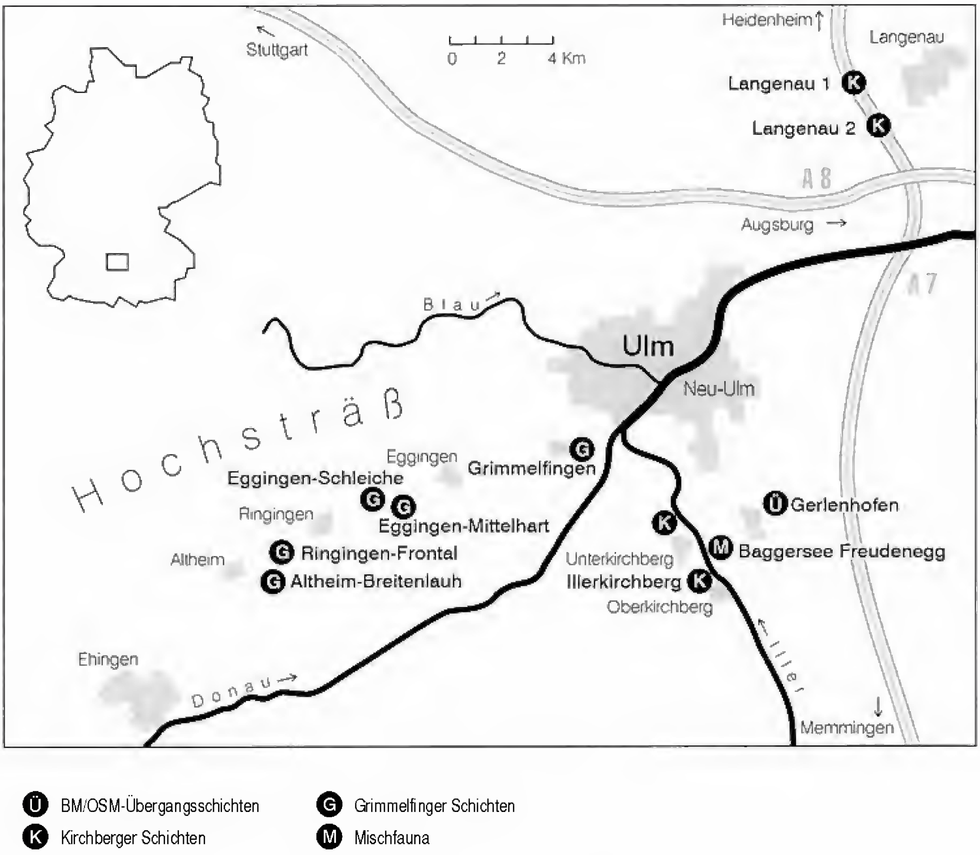

Stuttgart
0 2 4 Km
Heidenheim
Langenau
Langenau 1 K
Langenau 2 K
A 8
Augsburg →
A 7
Blau
Ulm
Neu-Ulm
Hochsträß
Eggingen
Grimmelfingen G
Eggingen-Schleiche G
Ringingen
Eggingen-Mittelhart G
Altheim
Ringingen-Frontal G
Altheim-Breitenlauh G
K
Unterkirchberg
Illerkirchberg K
Oberkirchberg
Ü Gerlenhofen
M Baggersee Freudenegg
Iller
Ehingen
Donau
Memmingen
Ü BM/OSM-Übergangsschichten
K Kirchberger Schichten
G Grimmelfinger Schichten
M Mischfauna

Abb. 1. Übersichtskarte zur Lage der beschriebenen Fundstellen der Brackwassermolasse in der Ulmer Gegend (SW-Deutschland).

2.1. Eggingen-Mittelhart 3
(Egg.-Mh. 3)

Ehemalige Sandgrube etwa 2 km SW' der Ortschaft Eggingen, unmittelbar E' der Straße von Eggingen nach Ringingen im Gewann „Mittelhart". TK 25 Blatt 7625 Ulm-Südwest. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: R = $^{35}63600$, H = $^{53}57550$.

Lithologie:	sandiger Fein- bis Grobkies (Geröllhorizont)
Topogr. Höhe:	ca. 521m ü.NN.
Lithostratigraphie:	Basis der Grimmelfinger Schichten, BM
Alter:	spätes Unter-Miozän; Mittel-Orleanium, MN 4
Literatur:	BÖTTCHER (1987); GREGOR & LUTZ (1984); HEIZMANN (1984, 1992); REICHENBACHER et al. (1998a); WERNER (1994)
Säugermaterial:	ca. 20 Kieferfragmente, 200 Einzelzähne und 300 Knochenreste von Großsäugern (incl. Castoridae)
Aufbewahrung:	SMNS (Coll. ULMER/Ulm, BRACHER/Altheim, BAUER/Mundingen, HILDEBRANDT/Ermingen, RAU-ICKLER/ Ulm und eigene Aufsammlungen); MFVG (Coll. BUDIMACZ/Ulm und GALAJDA/Gerstetten); Coll. MICK/Wullenstetten; Coll. RAMMINGER /Erbach

In der heute zugeschütteten und rekultivierten Grube bei Eggingen wurden in den 1970–80er Jahren mehrere Meter mächtige Graupensande (Grimmelfinger Schichten) abgebaut. Die Grube befindet sich in der nördlichen Randzone der Graupensandrinne. An der Basis der Graupensande war ein bis zu 15 Zentimeter mächtiger Geröllhorizont (Egg.-Mh. 3) angeschnitten, der zahlreiche Knochen und Zähne von Wirbeltieren enthielt. Diese waren isoliert im Sediment verteilt; zusammenhängende Skelettelemente kamen nicht vor. Charakteristisch für die Wirbeltierreste ist die durch Eisenoxide bedingte rotbraune Färbung. Die Fauna setzt sich zusammen aus Fischen, Amphibien, Reptilien, Landsäugetieren und Meeressäugern. In den grobkörnigen Sedimenten fanden sich, neben den Wirbeltierfossilien, auch Kieselhölzer, verkieselte Oberjurafossilien (Schwämme, Brachiopoden, Ammoniten) sowie Süßwasserquarzite mit Resten von Pflanzen und Landschnecken (GREGOR & LUTZ 1984: 58–61). Aus feinerkörnigen Bereichen dieses Fundhorizontes konnten Steinkerne von Schnecken (*Viviparus*) und Muscheln (Unioniden) geborgen werden (vgl. REICHENBACHER et al. 1998a: 150). Molluskenschalen und kalkige Gerölle fehlten dagegen völlig. Innerhalb der Grube nahm die Korngröße des fossilführenden Geröllhorizontes in Richtung Nordwesten zu (BÖTTCHER 1987: 7 und eigene Beobachtungen).

Fossilliste, Eggingen-Mittelhart 3:

Gastropoda:	*Viviparus suevicus* WENZ
	Coretus sp.
	Cepaea sp.
Bivalvia:	cf. *Unio* sp.
Pisces:	*Carcharias crassidens* (AGASSIZ)
	Carcharias acutissimus (AGASSIZ)
	Carcharias cuspidatus (AGASSIZ)
	Isurus hastalis (AGASSIZ)
	Hemipristis serra (AGASSIZ)
	Galeocerdo aduncus (AGASSIZ)
	Perciformes indet.
	Sparidae indet.
Amphibia:	*Andrias scheuchzeri* (HOLL) [1]

Reptilia: *Ptychogaster* sp.
Geochelone sp.
Testudo sp.
Trionyx sp.
Gavialosuchus sp.
Mammalia: *Steneofiber depereti* Mayet [2]
Hyainailouros sulzeri Biedermann
Cynelos cf. *helbingi* (Dehm)
Amphicyon cf. *major* Blainville
Thaumastocyoninae indet.
Amphicyonidae indet.
Pseudaelurus cf. *lorteti* Gaillard
Mustelidae indet.
Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg)
Prosantorhinus cf. *douvillei* (Osborn)
cf. *Prosantorhinus germanicus* (Wang)
cf. *Diaceratherium aurelianense* (Nouel)
Paratapirus cf. *intermedius* (Filhol)
Elomeryx borbonicus (Gervais) *
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer [3]
Hyotherium cf. *meissneri* (H. v. Meyer) *
Bunolistriodon aff. *latidens* (Biedermann)
Amphimoschus pontileviensis Bourgeois
cf. *Ligeromeryx praestans* (Stehlin)
Procervulus cf. *dichotomus* (Gervais)
Dorcatherium vindobonense H. v. Meyer
Dorcatherium naui Kaup
cf. *Dorcatherium guntianum* H. v. Meyer
Palaeomeryx kaupi H. v. Meyer
Gomphotherium cf. *angustidens* (Cuvier)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer [4]
Metaxytherium cf. *medium* (Desmarest)
Squalodontidae indet. [5]
Scaldicetus sp.
Physeteridae indet.
Acrodelphidae indet.
Odontoceti div. indet.

*) aus der USM aufgearbeitete Faunenelemente
1) Böttcher (1987: 13, 22)
2) Stefen (1997: 54–55)
3) Hellmund (1991a: 32)
4) Heizmann (1984: 39)
5) Pilleri (1986b: 18, 23)
Eine erste Übersicht zur Fauna Egg.-Mh. 3 gaben Reichenbacher et al. (1998a: 134–135).

Unmittelbar im Liegenden der Fundschicht Egg.-Mh. 3 standen fossilführende Sedimente der USM an, tiefschwarze bis dunkelbraune Tonmergel („Schokolademergel") mit hohem Anteil an organischem Material. Aus diesen bituminösen Mergeln stammen die von Werner (1994) untersuchten Kleinsäugerfaunen Egg.-Mh. 1 u. 2, die beide der Säugerzone MP 30 (Oligozän/Miozän-Übergangszeit) zugeordnet werden. Somit hat sich die Graupensandrinne im Bereich der Grube Eggingen-Mittelhart bis in die basalen Ulmer Schichten der USM eingeschnitten.

2.2. Eggingen-Schleiche

Sandgrube etwa 2 km SW' von Eggingen im Gewann „Schleiche", unmittelbar W' der ehemaligen Grube Eggingen-Mittelhart. TK 25 Blatt 7625 Ulm-Südwest. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: R = $^{35}63530$, H = $^{53}57550$.

Lithologie:	sandiger Feinkies mit wenigen gröberen Geröllen
Topogr. Höhe:	518m ü.NN.
Lithostratigraphie:	Basis der Grimmelfinger Schichten, BM
Alter:	spätes Unter-Miozän; Orleanium
Literatur:	ASPRION & AIGNER (2000); BUCHNER et al. (1998, 1999)
Säugermaterial:	3 Zahnfragmente und 1 Knochenrest von Großsäugern
Aufbewahrung:	BSP

Die westliche Grubenwand zeigt ein etwa 15 Meter mächtiges Profil der Grimmelfinger Schichten. Aufgeschlossen sind im wesentlichen schräggeschichtete Fein- bis Mittelsande und Feinkieshorizonte (vgl. ASPRION & AIGNER 2000: 323–333). Mergellagen bzw. -linsen sind im oberen Bereich der Grubenwand (ca. 3–5 Meter unter Flur) sowie an der Grubenbasis, wenig oberhalb der noch angeschnittenen USM-Sedimente (graugrüne Mergel), relativ häufig. Das Hangende der USM-Mergel bilden zunächst etwa ein Meter mächtige Fein- bis Mittelsande. Darüber folgt ein geringmächtiger, limonitisch gefärbter Feinkieshorizont mit wenigen gröberen Geröllen, aus welchem K. HEISSIG (BSP, München) 1996 drei Zahnfragmente von Rhinocerotiden bergen konnte. Weder ein „Schokolademergel" als Top der USM noch ein regelrechter Basis-Geröllhorizont, wie sie innerhalb der zugeschütteten Grube Eggingen-Mittelhart (unmittelbar E' von Eggingen-Schleiche) ausgebildet waren, sind hier aufgeschlossen. Beide konnten auch bei an verschiedenen Stellen der Grube angelegten Schürfen nicht beobachtet werden.

Fossilliste, Eggingen-Schleiche:

Mammalia:	*Plesiaceratherium* sp.
	cf. *Diaceratherium aurelianense* (NOUEL)

2.3. Altheim-Breitenlauh 1 u. 2

(Alth.-Bl. 1, Alth.-Bl. 2)

Sandgrube etwa 1,5 km E' der Ortschaft Altheim, unmittelbar S' der Straße von Ringingen nach Altheim im Gewann „Breitenlauh". TK 25 Blatt 7624 Schelklingen. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: R = $^{35}59100$, H = $^{53}54875$.

Lithologie:	Alth.-Bl. 1: tiefschwarzer Tonmergel („Schokolademergel") Alth.-Bl. 2: sandiger Feinkies mit gröberen Geröllen
Topogr. Höhe:	Alth.-Bl. 1: 551m ü.NN.; Alth.-Bl. 2: 552m ü.NN.
Lithostratigraphie:	Alth.-Bl. 1: Ulmer Schichten, USM Alth.-Bl. 2: Basis der Grimmelfinger Schichten, BM
Alter:	Alth.-Bl. 1: frühes Unter-Miozän; Agenium, MN 1 Alth.-Bl. 2: spätes Unter-Miozän; Orleanium
Literatur:	TIPPER, SACH & HEIZMANN (2000); THEN, BAIER & WELSCH (im Druck)
Säugermaterial:	Alth.-Bl. 1: ca. 30 Kleinsäugerzähne Alth.-Bl. 2: 1 Kieferfragment, 2 Zahnfragmente und 6 Knochenreste von Großsäugern
Aufbewahrung:	SMNS (eigene Aufsammlungen)

In der Sandgrube sind die Grimmelfinger Schichten auf etwa 12 Meter Höhe erschlossen. Das Profil zeigt eine Wechselfolge von limonitischen Fein- bis Mittelsan-

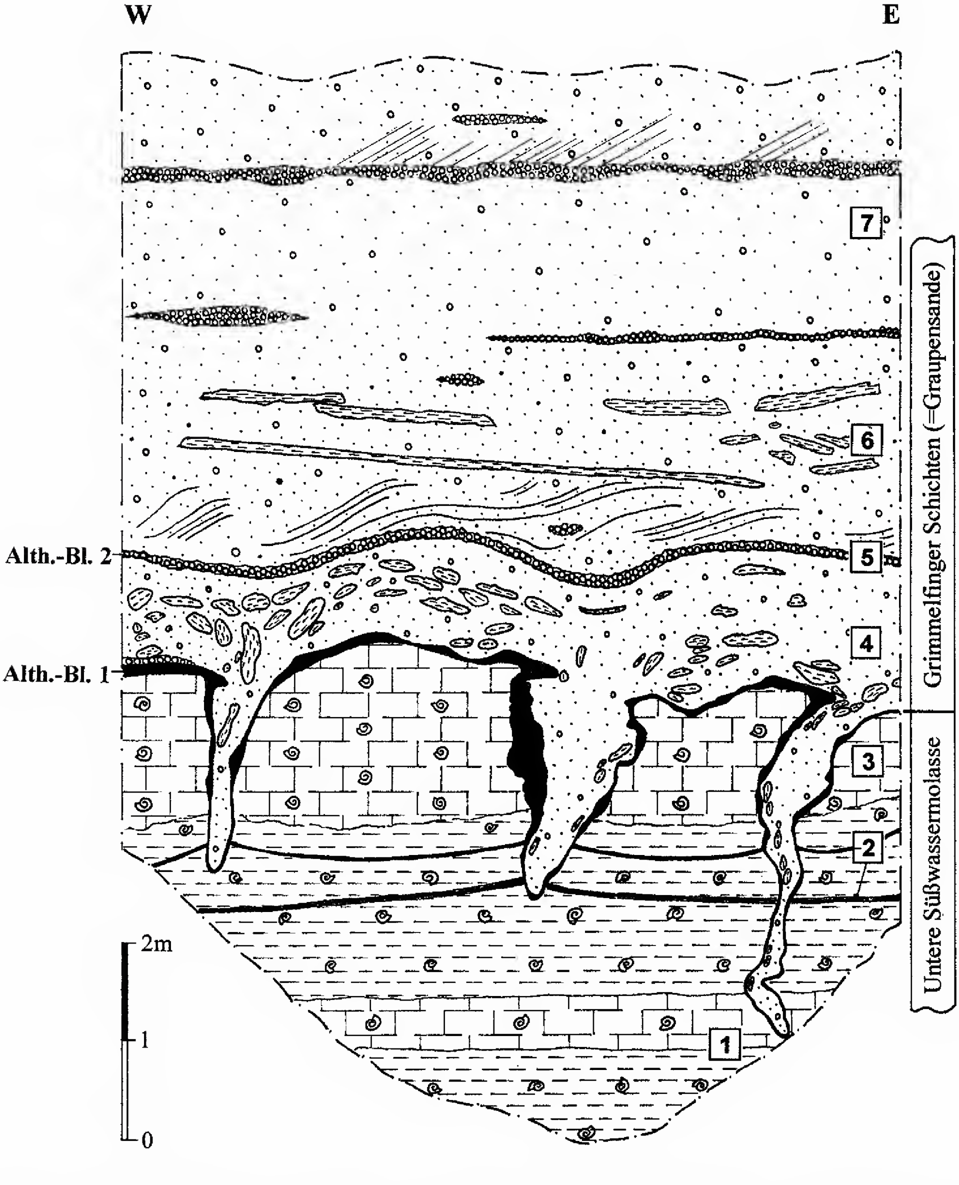

W
E
Alth.-Bl. 2
Alth.-Bl. 1
7
6
5
4
3
2
1
2m
1
0
Grimmelfinger Schichten (=Graupensande)
Untere Süßwassermolasse

Abb. 2. Geologische Situation an der Basis der Sandgrube Altheim-Breitenlauh (nördliche Abbauwand und Baggerschürfung).
Legende: 1 = schwach bituminöse, kalkige Mergel; 2 = stark bituminöse Mergel („Schokolademergel“); 3 = schneckenreiche Kalkmergel und hangender tiefschwarzer Tonmergel (Alth.-Bl. 1, dieser Horizont bildet im Profil auch die Ränder der Vertikalspalten); 4 = Graupensande mit zahlreichen Ton- und Mergelgeröllen; 5 = fossilführender Feinkies (Alth.-Bl. 2); 6 = schräggeschichtete Graupensande mit bis zu mehreren Metern durchhaltenden Mergelschollen; 7 = Graupensand/Feinkies-Wechselfolge.

den und geringmächtigen Feinkies-Horizonten. Im tiefsten, bereits wieder verfüllten Bereich der Grube waren basale Grimmelfinger Schichten und darunter vorkommende Sedimente der USM zugänglich. Ein fossilführender Feinkies-Horizont (Alth.-Bl. 2) befand sich dort etwa einen Meter oberhalb der Basis der Grimmelfinger Schichten. Die nur 1–5 Zentimeter mächtige Fundschicht enthielt Zahn- und Knochenfragmente von Säugetieren (Land- und Meeressäuger; z. B. Taf. 8, Fig. 1), Haifischzähne sowie verkieselte Holzreste. Zusätzlich konnten quarzitische Gerölle (Ø$_{\mathrm{max}}$ 20 cm) mit Resten von Landschnecken geborgen werden (vgl. Egg.-Mh. 3). Im Liegenden des Feinkies-Horizontes konnten ebenfalls Fossilien gefunden werden; die basale Graupensandschicht enthielt Steinkerne von Schnecken (*Viviparus*) und Muscheln (cf. *Anodonta*). Bis etwa 3 Meter oberhalb der Basis der Grimmelfinger Schichten sind die Graupensande reich an aufgearbeiteten Ton- und Mergelgeröllen. Diese Komponenten stammen vermutlich aus bereits abgetragenen Schichten der im Liegenden anstehenden USM.

Direkt unterhalb der Graupensande fand sich ein tiefschwarzer, nur wenige Zentimeter mächtiger Tonmergel-Horizont (Alth.-Bl. 1), partienweise mit festem Kern aus feinquarzitischem Material. Die Basis dieses Horizontes bildete eine nur wenige Millimeter mächtige, mit Schneckenschill durchsetzte Lage. Durch Schlämmen des schwarzen Tonmergels (etwa 15 kg Rohmaterial) konnten Kleinsäugerzähne gewonnen werden, die eine Zugehörigkeit dieser Fundschicht zur USM eindeutig belegen. Der Nachweis der beiden Nagetiere *Rhodanomys* cf. *transiens* und *Plesiosminthus myarion* erlaubt eine Alterseinstufung der Fauna in die Säugerzone MN 1 (Agenium). Demnach dürfte die Fundschicht Alth.-Bl. 1 ein Vorkommen der von Moos (1925: 186) erwähnten kohligen Mergel („Schokolademergel") darstellen, die innerhalb der Abfolge der Ulmer Schichten (USM) in unterschiedlichen Niveaus auftreten (vgl. Egg.-Mh. 1 u. 2, Werner 1994: 9–10). Von Then, Baier & Welsch (im Druck) wurde die Fundschicht Alth.-Bl. 1 bereits geochemisch untersucht. Nach den Analysen dieser Autoren weist das organogene Material des schwarzen Tonmergel-Horizontes auf mikrobiologische Abbauprozesse, der erhöhte Schwermetallgehalt auch auf Adsorptionsphänomene hin. Fullerene konnten nicht nachgewiesen werden. Somit lassen sich die Vorstellungen von Buchner et al. (1996: 179) und Buchner (1998: 427–431), welche den schwarzen Horizont als Impaktitlage interpretieren, geochemisch nicht bestätigen.

Fossilliste, Altheim-Breitenlauh 1:

Gastropoda: div. indet.
Pisces: Teleostei indet.
Mammalia: *Amphechinus* sp.
cf. *Desmanella* sp.
Talpidae indet.
Heterosoricinae indet.
Soricidae indet.
Sciuridae indet.
Rhodanomys cf. *transiens* Hugueney
Pseudotheridomys sp.
cf. *Peridyromys* sp.
Plesiosminthus myarion Schaub
Eucricetodon sp.
Lagomorpha indet.

Anmerkung:
Zähne einer kleinen Biberform (*Steneofiber* sp.) fanden sich in schneckenreichen Mergeln nur etwa 1–2 Meter unterhalb der Fundschicht Alth.-Bl. 1 (Coll. LÖFFLER/Illerrieden).

Fossilliste, Altheim-Breitenlauh 2:

Gastropoda:	*Viviparus suevicus* WENZ *
Bivalvia:	cf. *Anodonta splendens* GOLDFUSS *
Pisces:	*Carcharias crassidens* (AGASSIZ)
Mammalia:	Rhinocerotidae indet.
	Artiodactyla indet.
	Gomphotherium sp.
	Metaxytherium sp.
	Odontoceti indet.

*) aus Graupensanden im Liegenden der Fundschicht

Durch eine etwa fünf Meter tiefe Baggerschürfung, die im Oktober 1999 auf der untersten Sohle der Grube angelegt wurde, konnten die Lagerungsverhältnisse im Grenzbereich USM/Grimmelfinger Schichten genauer untersucht werden (Abb. 2). An den Aufschlußwänden waren dort mit Graupensanden verfüllte Vertikalspalten angeschnitten, die – von der Basis der Grimmelfinger Schichten ausgehend – bis zu vier Meter in schneckenreiche Mergel der USM eingetieft waren. Auffällig war, daß der oben beschriebene tiefschwarze Tonmergel (Alth.-Bl. 1) im Anschnitt stets den Rand der Vertikalspalten bildete. Die Entstehung dieser an der Basis der Grimmelfinger Schichten vorkommenden Sedimentstrukturen ist bisher noch nicht eindeutig geklärt. Vieles spricht jedoch dafür, daß basale Graupensande und der schwarze Tonmergel infolge der Sedimentauflast an bestimmten Schwächezonen in die liegenden USM-Sedimente eingepreßt wurden (sog. „loading fractures“ nach TIPPER, SACH & HEIZMANN 2000). Ähnliche Sedimentstrukturen konnten auch schon in den Sandgruben Eggingen-Mittelhart (Kap. 2.1) und Eggingen-Erdbeerhecke (R = ^{35}64750, H = ^{53}58100) beobachtet werden, sie sind dort aber nicht dokumentiert worden.

2.4. Ringingen-Frontal 1 u. 2

(Ring.-Ft. 1, Ring.-Ft. 2)

Aufgelassene Sandgrube etwa 1,5 km SW’ der Ortschaft Ringingen, unmittelbar N’ der Straße von Ringingen nach Altheim; im Gewann „Frontal“ (gesprochen Fron-Tal). TK 25 Blatt 7624 Schelklingen. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: R = ^{35}59275, H = ^{53}55475.

Lithologie:	Ring.-Ft. 1: sandiger Feinkies
	Ring.-Ft. 2: Tonmergel
Topogr. Höhe:	Ring.-Ft. 1: 569m ü.NN.; Ring.-Ft. 2: 572m ü.NN.
Lithostratigraphie:	Ring.-Ft. 1: Top der Grimmelfinger Schichten, BM
	Ring.-Ft. 2: Basis der Kirchberger Schichten, BM
Alter:	Ring.-Ft. 1 u. 2: spätes Unter-Miozän; Orleanium
Literatur:	–
Säugermaterial:	Ring.-Ft. 1: 7 Zahnfragmente von Klein- und Großsäugern
	Ring.-Ft. 2: 1 Kleinsäugerzahn
Aufbewahrung:	SMNS (eigene Aufsammlungen)

An einer Stelle der nördlichen Grubenwand sind Grimmelfinger Schichten (hangender Bereich der Graupensande), schluffige Zwischenschichten (Äquivalente der Suevicus-Schichten) und basale Sedimente der Kirchberger Schichten aufgeschlos-

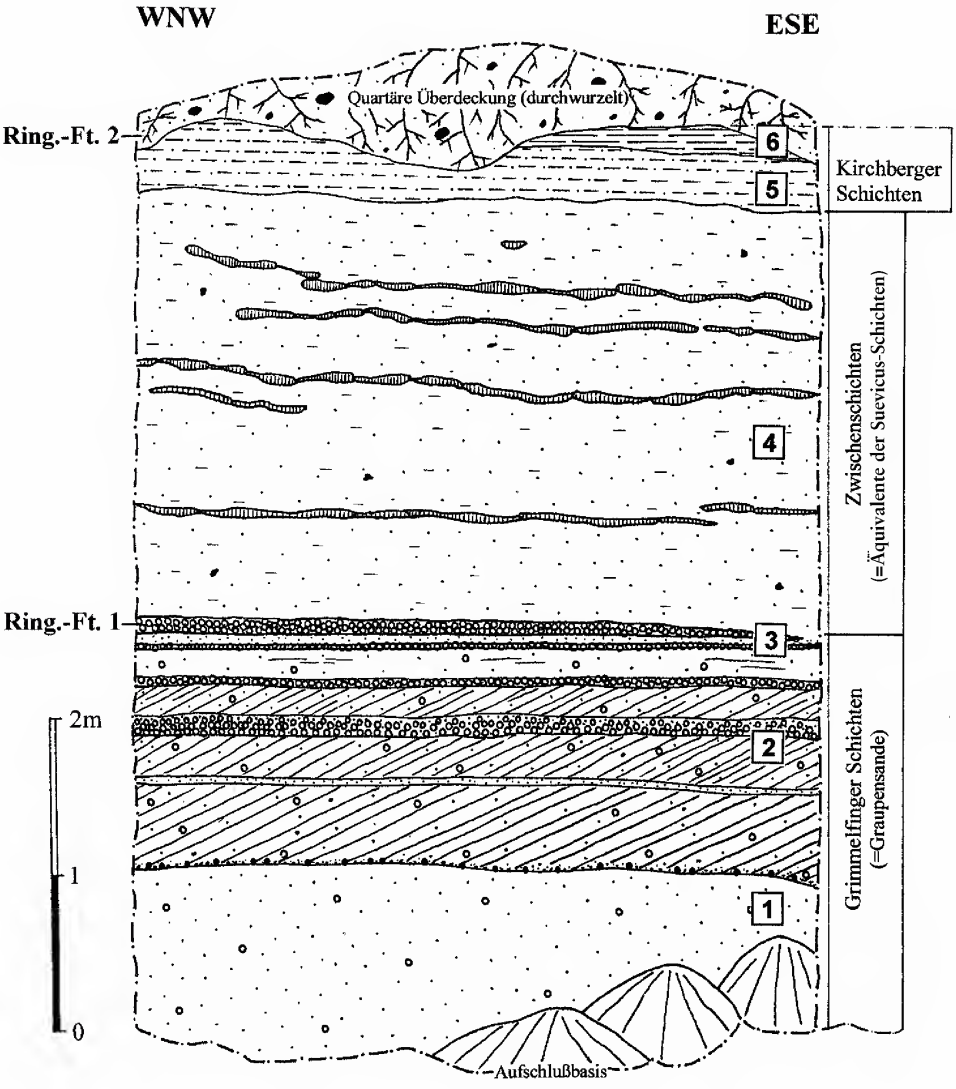

WNW
ESE
Quartäre Überdeckung (durchwurzelt)
Ring.-Ft. 2
6
5
Kirchberger Schichten
4
Zwischenschichten (=Äquivalente der Suevicus-Schichten)
Ring.-Ft. 1
3
2m
2
1
1
0
Grimmelfinger Schichten (=Graupensande)
Aufschlußbasis

Abb. 3. Skizze des Aufschlusses an der Nordwand der Grube Ringingen-Frontal. Legende: 1 = feinkörnige Graupensande; 2 = schräggeschichtete Graupensande mit Feinkieslagen; 3 = fossilführender Feinkies (Ring.-Ft. 1); 4 = feinsandiger Schluff mit Kalkkonkretionen; 5 = schluffig-feinsandiger Mergel; 6 = Tonmergel (Ring.-Ft. 2).

sen (Abb. 3; vgl. Reichenbacher et al. 1998b: 323). Der Aufschluß zeigt eine konkordante Schichtenfolge mit generell vom Liegenden zum Hangenden stetig abnehmender Korngröße der Sedimente. Etwa 2,5 Meter oberhalb der Aufschlußbasis ist ein bis zu 7 Zentimeter mächtiger, fossilführender Feinkies-Horizont (Ring.-Ft. 1) angeschnitten, der die Schichtenfolge der Graupensande nach oben abschließt. Eine Schlämmprobe dieses Feinkieses (etwa 70 kg Rohmaterial) enthielt Zähne und Knochen von Wirbeltieren (Fische, Amphibien, Vögel, Säugetiere), limonitisierte Gehäuseabdrücke von Schnecken (*Viviparus*) sowie zahlreiche weiße, aragonitische

Reste unbestimmter Mollusken. Aus einer Feinsandlage direkt unterhalb des Fundhorizontes Ring.-Ft. 1 konnten zusätzlich *Viviparus*-Steinkerne geborgen werden.

Fossilliste, Ringingen-Frontal 1:

Gastropoda:	*Viviparus suevicus* Wenz
	cf. Gastropoda indet. (aragonitische Reste)
Pisces:	Cyprinidae indet.
	Sparus umbonatus (Münster)
	Pagrus cinctus (Agassiz)
	Dasyatis rugosa (Probst)
	Dasyatis sp.
	Carcharias acutissimus (Agassiz)
Amphibia:	*Andrias scheuchzeri* (Holl)
	Mioproteus caucasicus Estes & Darevsky
Aves:	cf. *Megapaloelodus goliath* Milne-Edwards
Mammalia:	Rodentia indet.
	Ochotonidae indet.
	Artiodactyla indet.

Ein weiterer fossilführender Horizont (Ring.-Ft. 2) befindet sich im höchsten Bereich des Profils, etwa 5,5 Meter über der Basis des Aufschlusses. Aus dem dort anstehenden Tonmergel der Kirchberger Schichten konnten durch Schlämmen von etwa 20 kg Sediment neben wenigen Resten von Fischen, Amphibien und Kleinsäugern vor allem Schalenfragmente von Muscheln (Cardiiden und Congerien) gewonnen werden. Schalen dieser Muscheln fanden sich auch an der Geländeoberfläche im Hangenden des Aufschlusses. Nur wenige Dezimeter unterhalb der Fundschicht Ring.-Ft. 2 verläuft die Grenze zu den schluffig-feinsandigen Ablagerungen der Zwischenschichten („Suevicus-Schichten"), die eine Übergangsfazies zwischen den Graupensanden und den Kirchberger Schichten darstellen.

Fossilliste, Ringingen-Frontal 2:

Bivalvia:	*Cerastoderma sociale* (Krauss)
	Congeria div. sp.
	cf. *Unio* sp.
Pisces:	Cyprinidae indet.
Amphibia:	*Andrias scheuchzeri* (Holl)
Mammalia:	*Prolagus oeningensis* (König)

2.5. Illerkirchberg 1

Aufschlüsse am Illersteilhang bei Unter- und Oberkirchberg. TK 25 Blatt 7626 Ulm-Südost (Neu-Ulm). – Genaue Lage der Fundstellen unbekannt!

Lithologie:	glimmerreicher Kalksandstein und Feinsand
Topogr. Höhe:	ca. 480–490m ü.NN. (vgl. Kranz, 1904: 532, Fig. 4)
Lithostratigraphie:	Suevicus-Schichten („Paludinensandsteine und -sande"), BM
Alter:	spätes Unter-Miozän; Orleanium
Literatur:	Engel (1908); Eser (1849); Gregor (1982); Kiderlen (1931); Kranz (1904); Moos (1925, 1926); Probst (1888); Reichenbacher (1988, 1989)
Säugermaterial:	1 Kieferfragment, 16 Einzelzähne und 40 Knochenreste von Großsäugern
Aufbewahrung:	SMNS (Coll. Eser/Ulm, Gutekunst/Ulm und Landwirtsch. Hochschule Hohenheim); IGPT

Der Steilhang entlang der Iller bei Unter- und Oberkirchberg (die beiden Orte werden heute als Illerkirchberg zusammengefaßt) stellt die Typuslokalität der Kirchberger Schichten dar. Diese Schichten sind hier bis zu 12 Meter mächtig und bilden eine Wechselfolge aus tonigen, mergeligen, schluffigen und kalkigen Sedimenten. Im Liegenden der Kirchberger Schichten sind schluffig-feinsandige Sedimente (Horizont 1 nach Reichenbacher 1989: 141–147 bzw. 1993: 298) aufgeschlossen; aufgrund der Makrofossilreste läßt sich eine südliche Fazies (Horizont 1s) von einer nördlichen Fazies (Horizont 1n) unterscheiden. In den feinkörnigen Sedimenten der nördlichen Fazies finden sich zahlreiche Gehäuse der Schnecke *Viviparus suevicus*, nach welcher dieser Horizont auch den Namen Suevicus-Schichten (früher „Paludinenschichten“ sensu Kranz 1904) erhielt. Die Suevicus-Schichten sind bis über 13,5 Meter mächtig, wie eigene Handbohrungen zeigten, die am Fuße des Illersteilhangs etwa ein Kilometer südlich des Sportplatzes von Unterkirchberg abgeteuft wurden. Die um das Jahr 1857 im Flußbett der Iller bei sehr niedrigem Wasserstand gefundenen Wirbeltierfossilien (Reste von Fischen, Reptilien und Großsäugern: z.B. Taf. 8, Fig. 3–4) stammen aus sogenannten „Paludinensandsteinen“ an der Basis der Suevicus-Schichten (Probst 1888: 86–87; Kranz 1904: 531; Engel 1908: 536; Moos 1926: 14). Dieser Fundhorizont ist seit über 100 Jahren nicht mehr zugänglich. Über die Herkunft der einzelnen Fossilreste gibt es keine genaueren Angaben – sie werden deshalb als Fauna Illerkirchberg 1 zusammengefaßt.

Fossilliste, Illerkirchberg 1:

Gastropoda:	*Viviparus suevicus* Wenz
	Brotia escheri (Brongniart)
Bivalvia:	cf. *Unio* sp.
Pisces:	*Carcharias cuspidatus* (Agassiz)
	Teleostei indet.
Amphibia:	*Andrias scheuchzeri* (Holl) [1]
Reptilia:	*Geochelone* sp.
	Testudo sp.
	Trionyx sp.
	Diplocynodon sp.
Mammalia:	*Amphicyon major* Blainville [2]
	Mustelidae indet.
	Anchitherium aurelianense aurelianense Abusch-Siewert [3]
	cf. *Plesiaceratherium* sp.
	Rhinocerotidae indet. (kleine Form)
	cf. *Lagomeryx* sp.
	Cervidae indet. (Größe: *Heteroprox*)
	Artiodactyla div. indet.

1) Böttcher (1987: 8+23)
2) Eser (1850: 151)
3) Abusch-Siewert (1983: 21, 109) und Wehrli (1938: 33–34, 36, 43, 49)
Übersichten zur Fauna Illerkirchberg 1 gaben bereits Probst (1879: 255), Kranz (1904: 531), Moos (1926: 14) und andere.

Bei Unterkirchberg konnte A. Wetzler (Günzburg) um 1877 vermutlich das Liegende der „Paludinensandsteine“ erschürfen. Ein Horizont unterhalb des damaligen Iller-Niveaus enthielt dort Zähne von Haifischen und Spariden (Probst 1879: 256; Engel 1908: 529; Moos 1925: 205). Es ist ungeklärt, ob diese Fossilfunde (Material in den Beständen der BSP, München) noch zu den Suevicus-Schichten oder bereits zu den Grimmelfinger Schichten gehören. Bei der Untersuchung der von

Wetzler gesammelten Fischzähne fand Kranz (1904: 528) „bei den Sparoidenzähnen 3 Kiesgraupen, die dem Grimmelfinger Kies aus dem Graupensand sehr ähnlich sind und einen Rückschluß auf das Gesteinsmaterial der betreffenden Bank erlauben".

2.6. Langenau 1 u. 2

(Lang. 1, Lang. 2)

Zwei ehemalige Aufschlüsse im Bereich des „Galgenbergs" und des „Lettenbergs" etwa 1 km SW' von Langenau (Geländeeinschnitte, die beim Bau der Autobahn Ulm – Würzburg angelegt wurden). TK 25 Blatt 7526 Ulm-Nordost. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}81275, H = ^{53}72450 (Langenau 1); R = ^{35}81900, H = ^{53}71700 (Langenau 2).

Lithologie:	Lang. 1: sandiger bis grobkiesiger Mergel (basale „Gelbe Schicht"), z.T. pyritreicher Ton (überlagernde „Schwarze Schicht") und sandiger Mergel mit Kieslagen (hangende „Obere Fundstelle") Lang. 2: toniger Mergel
Topogr. Höhe:	Lang. 1 u. 2: ca. 475–485m ü.NN.
Lithostratigraphie:	Lang. 1 u. 2: Äquivalente der Kirchberger Schichten, BM
Alter:	Lang. 1 u. 2: spätes Unter-Miozän; Mittel-Orleanium, MN 4b
Literatur:	Böttcher (1987); Gregor (1982); Heizmann (1984, 1992, 1998); Heizmann et al. (1980); Martini (1983)
Säugermaterial:	Lang. 1: 3 Skelett- bzw. Teilskelettfunde, ca. 90 Schädel- und Kieferfragmente, 160 Einzelzähne sowie 1800 Knochenreste von Großsäugern; ca. 1000 Zahn- und Knochenreste von Kleinsäugern Lang. 2: 1 Skelettfund, 1 Kieferfragment, ca. 25 Einzelzähne und 50 Knochenreste von Großsäugern; 2 Kleinsäugerzähne
Aufbewahrung:	SMNS (Coll. Junginger/Langenau und eigene Grabung bzw. Aufsammlungen); BSP (eigene Aufsammlungen, Lang. 2); Coll. Bracher/Altheim; NBZU

Beim Bau der Autobahn A 7 (Ulm – Würzburg) wurden 1976 und 1977 im Bereich zweier Geländeeinschnitte etwa ein Kilometer südwestlich von Langenau (Heizmann et al. 1980, Abb. 1) Schichten angetroffen, die zahlreiche Wirbeltierreste enthielten. Dabei erwies sich vor allem die im Sommer 1976 in einer dreimonatigen Notgrabung vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart ausgebeutete Fundstelle Lang. 1 als äußerst fossilreich. Drei verschiedene Fundhorizonte waren dort aufgeschlossen (Martini 1983: 3; Böttcher 1987: 4). Das Liegende bildeten gelbliche, sandige bis kiesige Mergel („Gelbe Schicht"), über denen blaugraue bis schwarze Tone („Schwarze Schicht") folgten, die rinnenartig in die liegende „Gelbe Schicht" eingeschnitten waren. Im Hangenden kamen wieder mehr gelblich-graue, sandige Mergel mit einzelnen Kieslagen vor („Obere Fundstelle"). Zur lithostratigraphischen Position der Fundstelle siehe Böttcher (1987: 4–6). Aus den drei Fundhorizonten konnten mehrere tausend Fossilreste von Wirbeltieren (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere) geborgen werden. Bei den Säugetieren überwiegen die Fundstücke von Großsäugern (einzelne Zähne und Knochen, ganze Schädel bzw. Unterkiefer bis hin zu größeren Skeletteilen), durch Schlämmen größerer Sedimentmengen (insgesamt etwa 13.500 kg) fanden sich jedoch auch zahlreiche Kleinsäugerreste. Die infolge der Notgrabungssituation einzeln geborgenen Großsäugerreste stammen vermutlich größtenteils von aus ihrem natürlichen Verband gelösten Skeletten, deren einzelne Knochen über eine gewisse Fläche verteilt wurden, d.h. sie lassen sich teilweise nachträglich auf Grund der Erhaltung und des ontogenetischen Stadiums bestimmten Individuen zuordnen. Daneben wurden aber auch mehrere Skelette bzw. Teilskelette von *Deinotherium* mehr oder weniger im Verband gefunden.

Im Unterschied zum regelrechten Fundlager von Lang. 1 lieferte die 1977 gemeinsam mit dem Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München ausgebeutete Fundstelle Lang. 2 nur sporadische Einzelfunde. Das Fossilmaterial von Lang. 2 wurde fast ausschließlich durch Oberflächenabsuchungen gewonnen. Lediglich ein – schlecht erhaltener – Skelettfund von *Deinotherium* wurde durch eine der zur Anlage des Geländeeinschnittes eingesetzten Baumaschinen freigelegt (Heizmann 1984: 37).

An den Fundstellen Lang. 1 u. 2 sind neben Wirbeltieren auch Pflanzen und Wirbellose (u.a. Brackwassermuscheln: Cardiiden, Congerien) zahlreich belegt (Heizmann et. al. 1980: 4; Gregor 1982: 32; Böttcher 1987: 4–6; Heizmann 1998: 161). Die folgenden Fossillisten beschränken sich auf die Wirbeltierreste.

Wirbeltierliste, Langenau 1:

Pisces: [1]	*Clupeonella humilis* (H. v. Meyer)
	cf. *Abramis* sp.
	Rutilus sp.
	Palaeocarassius sp.
	Channa elliptica (Salis)
	Dapalis curvirostris (Rzehak)
	Dapalis formosus (H. v. Meyer)
	Atractoscion ottnangensis Martini
	Atractoscion similis (Weiler)
	Gobius multipinnatus (H. v. Meyer)
	Gobius cf. *telleri* Schubert
	Atherinidarum *brzobohatyi* (Martini)
Amphibia:	*Andrias scheuchzeri* (Holl) [2]
	Mioproteus caucasicus Estes & Darevsky
	Chelotriton sp.
	Latonia gigantea (Lartet)
	Rana (*ridibunda*) sp.
Reptilia:	*Ocadia* sp.
	Trionyx sp.
	Testudo sp.
	Geochelone sp.
	Chelydropsis sp.
	Diplocynodon sp.
	Chamaeleo pfeili Schleich
	Chamaeleo cf. *caroliquarti* Moody & Rocek
	Lacerta sp.
	Ophisaurus sp.
	Palaeonatrix sp.
	Coluber caspioides Szyndlar & Schleich
	Vipera sp.
Aves:	div. indet.
Mammalia:	*Amphiperatherium frequens* (H. v. Meyer)
	Galerix cf. *symeonidisi* Doukas
	Plesiosorex germanicus (Seemann)
	Proscapanus cf. *intercedens* Ziegler
	Mygalea cf. *antiqua* (Pomel)
	cf. *Scaptonyx* sp.
	Talpinae indet.
	Dimylidae indet.

Lartetium dehmi (Viret & Zapfe)
Crocidosoricinae indet.
cf. *Eptesicus aurelianensis* Ziegler
Vespertilionidae indet.
Spermophilinus aff. *bredai* (H. v. Meyer)
Heteroxerus cf. *rubricati* Crusafont, Villalta & Truyols
cf. *Forsythia gaudryi* (Gaillard)
Steneofiber minutus (H. v. Meyer)
Steneofiber depereti Mayet
Pseudodryomys ibericus De Bruijn
Glirudinus sp.
Miodyromys sp.
Bransatoglis sp.
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub
Keramidomys cf. *thaleri* Hugueney & Mein
Melissiodon dominans Dehm
Megacricetodon aff. *collongensis* (Mein)
cf. *Megacricetodon* sp. (große Form)
Democricetodon aff. *franconicus* Fahlbusch
Eumyarion cf. *weinfurteri* (Schaub & Zapfe)
Lagopsis penai Royo
Prolagus oeningensis (König)
cf. *Amphilagus* sp.
Amphicyon giganteus (Schinz)
Amphicyonidae indet.
Ischyrictis sp.
Pseudaelurus romieviensis (Roman & Viret)
Protictitherium gaillardi (Major)
Prosansanosmilus peregrinus Heizmann, Ginsburg & Bulot [3]
Mustelidae indet.
Carnivora div. indet. (kleine und mittelgroße Formen)
Anchitherium aurelianense aurelianense Abusch-Siewert [4]
Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg)
Prosantorhinus douvillei (Osborn) [5]
cf. *Brachypotherium brachypus* (Lartet)
Bunolistriodon lockharti (Pomel)
cf. *Hyotherium* sp.
Cainotherium cf. *bavaricum* Berger [6]
Amphimoschus pontileviensis Bourgeois
Lagomeryx ruetimeyeri Thenius
Procervulus dichotomus (Gervais)
Dorcatherium cf. *naui* Kaup
Eotragus sp.
Ruminantia indet. (kleine bis mittelgroße Form)
Gomphotherium angustidens (Cuvier)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer [7]

[1]) Martini (1983)
[2]) Böttcher (1987: 10–13, 16–22)
[3]) Heizmann, Ginsburg & Bulot (1980)
[4]) Abusch-Siewert (1983: 20, 108–109)
[5]) Cerdeño (1996)
[6]) Heizmann (1983: 816–817)
[7]) Heizmann (1984)

Eine provisorische Liste zur Säugerfauna Lang. 1 gaben Heizmann et al. (1980: 4). Beschreibungen zur Flora und Fauna der Fundstelle finden sich in Heizmann (1992: 27–28 u. 1998: 160–164).

Wirbeltierliste, Langenau 2:

Pisces:	*Channa elliptica* (Salis)
Reptilia:	*Ocadia* sp.
	Trionyx sp.
	Testudo sp.
	Geochelone sp. [1]
	Diplocynodon sp.
	Ophisaurus sp.
Mammalia:	Rodentia indet.
	Anchitherium aurelianense aurelianense Abusch-Siewert
	cf. *Plesiaceratherium* sp.
	Bunolistriodon lockharti (Pomel)
	Suidae indet.
	cf. *Procervulus dichotomus* (Gervais)
	cf. *Lagomeryx parvulus* (Roger) [2]
	Palaeomeryx sp.
	Artiodactyla indet.
	Gomphotherium sp.
	Deinotherium bavaricum H. v. Meyer [2]
	Sirenia indet. (aufgearbeitet)

[1]) Ein nahezu vollständiger Bauchpanzer von *Geochelone* sp. fand sich in einer sandigen Lage etwa 2 Meter oberhalb der Fundschicht Lang. 2 (freundliche mündl. Mitteilung Prof. Dr. K. Heissig, München).

[2]) Heizmann (1984: 36–37)

2.7. Baggersee Freudenegg

(Freud. „1“, Freud. „2“, Freud. „3“)

Baggersee an der Iller unmittelbar W' bzw. SW' der Ortschaft Freudenegg bei Senden, etwa 1 km SE' von Unterkirchberg. TK 25 Blatt 7626 Ulm-Südost (Neu-Ulm). – Genaue Fundstellen und -schichten unbekannt (Aushub-Material des Baggersees). Topogr. Höhe des Baggersee-Ufers bei etwa 480m ü. NN.

Lithologie:	unbekannt
Topogr. Höhe:	unbekannt
Lithostratigraphie:	vermutlich OMM, BM und Gerlenhofener Sande
Alter:	spätes Untermiozän (Mischfauna); Orleanium
Literatur:	Reichenbacher (1988)
Säugermaterial:	ca. 70 Einzelzähne und 100 Knochenreste von Großsäugern
Aufbewahrung:	Coll. Mick/Wullenstetten

Am Baggersee Freudenegg bei Senden konnte R. Mick (Wullenstetten) in den Jahren 1981 bis 1983 zahlreiche Reste von Mollusken (u.a. Viviparen, Cardiiden, Congerien) und Wirbeltieren (Fische, Reptilien, Land- und Meeressäuger) aufsammeln, die gemeinsam mit dem ausgebaggerten Sediment vom Seegrund an die Oberfläche befördert wurden (vgl. Reichenbacher 1988: 31). In ihrer Gesamtheit stellen die Fossilien sicherlich eine Mischfauna aus mehreren Fundhorizonten dar, wie die Zusammensetzung der Fauna, die Erhaltungszustände der Wirbeltierfunde (unterschiedliche Mineralisations- und Abrollungsgrade) aber auch die anhaftenden Sedimentpartikel erkennen lassen. Die Untersuchung der Zahn- und Knochenreste ergab, daß beim Sand- und Kiesabbau im Freudenegger Baggersee wahrscheinlich drei Wirbeltier-Fundschichten verschiedener stratigraphischer Niveaus (Freud. „1“: OMM, Freud. „2“: vermutlich Grimmelfinger Schichten und Freud. „3“: vermutlich Gerlenhofener Sande) angeschnitten wurden. Da es sich ausschließlich um Aushub-Material handelt und keine Beschreibung der Lagerungsverhältnisse zur Verfügung steht, wurden die Wirbeltierfossilien den vermuteten Fundschichten anhand folgender Kriterien zugeordnet:

Freud. „1“:
- Fossilreste: sehr starke Mineralisation, starke Abrollung, tiefschwarze, z.T. auch beige Färbung, mit Bohrlöchern von marinen Organismen (*Polydora*, *Cliona*); z.B. Taf. 9, Fig. 3
- Anhaftendes Sediment: glaukonitischer Sand
- → Lithostratigraphie: OMM

Freud. „2“:
- Fossilreste: relativ starke Mineralisation, schwache bis mittelmäßige Abrollung, glänzend-limonitische Färbung (Erhaltung ähnlich der Wirbeltierfunde von Egg.-Mh. 3); z.B. Taf. 9, Fig. 4–5
- Anhaftendes Sediment: limonitischer Sand mit Feinkieskomponenten und wenigen Feldspatgeröllchen
- → Lithostratigraphie: vermutlich Grimmelfinger Schichten (BM)

Freud. „3“:
- Fossilreste: relativ schwache Mineralisation („frische Reste“), schwache Abrollung, beige bis weißliche Färbung, matte Knochenoberflächen; z.B. Taf. 9, Fig. 2
- Anhaftendes Sediment: glimmerreicher, limonitischer Feinsand mit wenigen gröberen Komponenten
- → Lithostratigraphie: vermutlich Gerlenhofener Sande (BM/OSM-Übergang)

Wirbeltierliste, Baggersee Freudenegg „1“:

Pisces:	*Carcharias* cf. *acutissimus* (Agassiz)
	Procarcharodon megalodon (Agassiz)
	Myliobatis sp.
	Teleostei indet.
Reptilia:	Crocodylia indet.
Mammalia:	Carnivora indet.
	Anchitherium aurelianense (Cuvier)
	cf. *Plesiaceratherium* sp.
	Rhinocerotidae indet. (kleine Form)
	Suidae indet.
	Squalodontidae indet.
	Physeteridae indet.
	Delphinidae indet.
	Odontoceti div. indet.

Wirbeltierliste, Baggersee Freudenegg „2“:

Pisces:	*Carcharias crassidens* (Agassiz)
	Teleostei indet.
Reptilia:	*Testudo* sp.
Mammalia:	*Hyainailouros sulzeri* Biedermann
	Anchitherium aurelianense (Cuvier)
	Rhinocerotidae div. indet. (2 Formen)
	Hyotherium cf. *soemmeringi* H. v. Meyer
	Cervidae indet.
	Palaeomeryx sp.
	Gomphotherium cf. *angustidens* (Cuvier)
	Metaxytherium sp.

Wirbeltierliste, Baggersee Freudenegg „3“:

Reptilia:	*Geochelone* sp.

Testudo sp.
Trionyx sp.
Diplocynodon sp.
Mammalia: *Steneofiber* cf. *depereti* Mayet
cf. Amphicyonidae indet.
Brachypotherium brachypus (Lartet)
Rhinocerotidae indet. (kleine Form)
cf. *Hyotherium soemmeringi* H. v. Meyer
Cervidae indet.
Dorcatherium cf. *vindobonense* H. v. Meyer
Palaeomeryx cf. *kaupi* H. v. Meyer
Gomphotherium cf. *subtapiroideum* (Schlesinger)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer

2.8. Grimmelfingen

Aufschluß bei Grimmelfingen SW' von Ulm. TK 25 Blatt 7625 Ulm-Südwest. – Genaue Fundstelle und -schicht unbekannt!

Lithologie:	unbekannt
Topogr. Höhe:	unbekannt
Lithostratigraphie:	BM oder basale OSM
Alter:	spätes Unter-Miozän; Mittel-Orleanium, MN 4
Literatur:	Hünermann (1968); Stehlin (1899–1900)
Säugermaterial:	2 Kieferfragmente, 4 Einzelzähne und 1 Knochenrest von Großsäugern
Aufbewahrung:	SMNS, (Coll. Koch/Stuttgart); IGPT

Die Aufschlüsse in der Umgebung von Grimmelfingen sind namengebend für die Grimmelfinger Schichten. In der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums sind einige Fundstücke von Reptilien und Säugetieren unter der Fundortbezeichnung „Grimmelfingen“ verwahrt. Da auf den zugehörigen Fossiletiketten keine näheren Angaben zur genauen Fundstelle und -schicht vermerkt sind, ist es ungewiß, ob diese Wirbeltierfossilien aus der großen, bereits in den 1960er Jahren wieder verfüllten Sandgrube „Grimmelfingen-Ost“ (etwa 1 km E' der Grimmelfinger Dorfkirche; Kiderlen 1931: 286, 294) stammen. In der näheren Umgebung von Grimmelfingen gab es früher noch weitere Aufschlüsse, so zum Beispiel die Gruben „Alte Wanne“, „Donautal“ und „Tanzbödele“ (Moos 1915: 270 u. 1925: 211; Kiderlen 1931: 290, 297; Zöbelein & Füchtbauer 1986: 142). An den vorliegenden Säugerresten (z.B. Taf. 8, Fig. 2) haftet ein limonitischer, muskovitreicher Feinsand mit wenigen Feinkieskomponenten und weißen Schalenfragmenten von Mollusken. Das anhaftende Sediment erlaubt keine sicheren Aussagen zur stratigraphischen Position der ehemaligen Fundschicht; aufgrund der Fazies kommen sowohl Schichten der BM als auch der OSM in Frage. Über die genaue Herkunft eines in den Sammlungen der Universität Tübingen (IGPT) liegenden Cerviden-Restes (Astragalus) aus Grimmelfingen ist dagegen etwas mehr bekannt. Der zugehörige Fundzettel nennt als Fundort eine „Sandgrube am Ostrand des Ortes“ und als Fundhorizont „Grimmelfinger Schichten (Graupenfazies)“. Somit wurde dieser Fossilbeleg sehr wahrscheinlich in der oben erwähnten Grube „Grimmelfingen-Ost“ geborgen. Neben den wenigen Resten von Reptilien und Säugern konnten in Sandgruben bei Grimmelfingen auch Haifischzähne gefunden werden, wie Engel (1908: 514) und Moos (1925: 216) berichten. Die genauen Fundpunkte und der Verbleib dieses Materials sind jedoch unbekannt.

Wirbeltierliste, Grimmelfingen:

Reptilia:	*Ocadia* sp.
	Testudo sp.
	Trionyx sp.
	Diplocynodon sp.
Mammalia:	cf. *Cynelos helbingi* (Dehm)
	Bunolistriodon aff. *latidens* (Biedermann) [1]
	Cervidae indet.

[1]) Stehlin (1899–1900: 83, 175, 210–212, 283, 333) und Hünermann (1968: 21–23)

2.9. Gerlenhofen

Ehemalige Sandgrube bei Gerlenhofen-Werzlen, etwa 0,5 km NNE' des Häuserhofes. TK 25 Blatt 7626 Ulm-Südost (Neu-Ulm). – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = $^{35}77775$, H = $^{53}57475$.

Lithologie:	glimmerreicher, limonitischer Sand mit wenigen Feinkieskomponenten
Topogr. Höhe:	ca. 480–485m ü.NN. (vgl. Moos 1925: 230)
Lithostratigraphie:	Gerlenhofener Sande („Cardiensande"), BM/OSM-Übergang
Alter:	spätes Unter-Miozän; Orleanium, MN 4b–5
Literatur:	Dietrich & Kautsky (1920); Kiderlen (1931); Moos (1925, 1926); Reichenbacher et al. (1998b); Thost (1973)
Säugermaterial:	ca. 6 Kieferfragmente, 80 Einzelzähne und 160 Knochenreste von Großsäugern
Aufbewahrung:	SMNS (Coll. Realgymnasium Ulm und eigene Aufsammlungen); Coll. HVNU (gestiftet von Lusser, Gerlenhofen)

Die ersten schriftlichen Hinweise auf die bei Gerlenhofen gefundenen Reste von Mollusken und Wirbeltieren finden sich in den Mitteilungen des Historischen Vereins Neu-Ulm („Aus dem Ulmer Winkel", 1909–1913). Einige Jahre später wurde die Fundstelle von Dietrich & Kautsky (1920: 248) und Kiderlen (1928: 603) erwähnt. Die Fossilien stammen aus einer Sandgrube des ehemaligen „Kalksandsteinwerks Ulm/Neu-Ulm" bei Gerlenhofen-Werzlen (Thost 1973: 51), in der früher etwa vier Meter mächtige, glimmerreiche Feinsande („Gerlenhofener Sande") und darunter liegende Tonmergel aufgeschlossen waren. Im basalen Bereich des Feinsand-Horizontes kamen Lagen und Linsen von gröberen Sanden mit wenigen Feinkieskomponenten vor (Moos 1925: 230–231). Diese Sedimente enthielten die meisten Fossilreste, insbesondere die der Wirbeltiere (Reptilien und Großsäuger, z.B. Taf. 9, Fig. 1). Die Fauna von Gerlenhofen setzt sich aus Land-, Süßwasser- und Brackwasserformen zusammen – es handelt sich also um eine Mischfauna. Da die Land- und Süßwasserformen überwiegen, kann eine Aufarbeitung der brackischen Faunenelemente (Cardiiden und Congerien) aus wenig älteren Sedimenten der Kirchberger Schichten nicht ausgeschlossen werden (Moos 1925: 231 u. 1926: 16; Kiderlen 1928: 603 u. 1931: 313).

Wirbeltierliste, Gerlenhofen:

Reptilia:	*Ocadia* sp.
	Testudo sp.
	Trionyx sp.
	Diplocynodon sp.
Aves:	indet.
Mammalia:	*Plesiaceratherium* sp.

Brachypotherium brachypus (LARTET)
Bunolistriodon lockharti (POMEL) [1]
cf. *Procervulus dichotomus* (GERVAIS)
Dorcatherium guntianum H. v. MEYER
Gomphotherium cf. *angustidens* (CUVIER)

[1]) DEHM (1934: 522–524) und HÜNERMANN (1968: 21–23, 35)
Übersichten zur Fauna Gerlenhofen gaben bereits MOOS (1925: 230 u. 1926: 15–16), PRESSMAR (1938: 8–9), REICHENBACHER et al. (1998b: 324) und THOST (1973: 52–53 u. 1989: 120).

3. Systematischer Teil (Mammalia)

3.1. Vorbemerkungen

Insgesamt wurden die Säugetierreste von zwölf Fundstellen bestimmt. Dabei stammt der weitaus größte Teil des Säugermaterials von den beiden Fundstellen Eggingen-Mittelhart 3 und Langenau 1. In den beiden folgenden Kapiteln wird auf das Material dieser beiden Fundpunkte intensiver eingegangen. Der zeitliche Rahmen der vorliegenden Arbeit ließ jedoch keine systematische Gesamtbearbeitung der Säugerfauna von Lang. 1 zu. Hierfür war die Artenanzahl und die Menge des Langenauer Materials zu groß.

Zähne und Knochenreste wurden mit einem digitalen Meßschieber vermessen. Der Meßfehler des Gerätes liegt bei ± 0,02 Millimeter und damit in einem in Relation zu den Meßwertangaben vernachlässigbaren Größenbereich. Bei den Zähnen wurden die größte Länge und Breite der Krone gemessen, wobei darauf geachtet wurde, daß Längen- und Breitenmaße senkrecht zueinander genommen wurden. Teilweise wurden die vordere und hintere Zahnbreite (B_v/B_h) gemessen. Sämtliche Größenangaben sind in Millimetern gemacht. Falls nicht anders angegeben, gibt bei kombinierten Maßen das erste die Länge und das zweite die Breite des Objektes an.

Für die Terminologie der Zahnelemente bei den verschiedenen Säugergruppen sei insbesondere auf die Arbeiten in RÖSSNER & HEISSIG (1999) verwiesen.

Einige für das Verständnis der Faunen bedeutsame Säugetierfossilien werden auf den Tafeln 1–9 fotografisch wiedergegeben. Zähne sind meist in occlusaler Ansicht, teilweise auch in labialer und lingualer Ansicht abgebildet. Vergrößerungs- bzw. Verkleinerungsfaktoren können den Tafelerläuterungen entnommen werden. Abgebildet werden größtenteils Belege der bisher noch nicht publizierten Fauna von Eggingen-Mittelhart 3, darüber hinaus auch Fundstücke von Altheim-Breitenlauh 2, Illerkirchberg 1, Grimmelfingen und vom Baggersee Freudenegg. Das Material von Langenau 1 soll zu einem späteren Zeitpunkt separat monographisch bearbeitet und dokumentiert werden.

Die beschriebenen und abgebildeten Objekte befinden sich größtenteils in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart und tragen die Sammlungsnummern dieser Institution (Signatur „SMNS“). Andere Unterbringungen sind gesondert angegeben.

3.2. Eggingen-Mittelhart 3

Aus dem Wirbeltiermaterial von Egg.-Mh. 3 ließen sich etwa 500 Reste von Großsäugern (incl. der Biber-Belege) bestimmen; im Vergleich zur Zahl der bestimmbaren Knochenreste überwiegen Einzelzähne und Gebißreste weitaus. Der folgende Überblick, auf den sich die faunistische und stratigraphische Interpretation stützt, umfaßt 8 Ordnungen und 32 Taxa von Großsäugern, darunter Land- und Meeressäugetiere. Daß zahlreiche Bestimmungen nur in offener Nomenklatur erfolgen konnten, hängt mit dem fragmentären Erhaltungszustand der meisten Funde zusammen.

Ordnung RODENTIA Bowdich 1821
Familie Castoridae Gray 1821

Genus *Steneofiber* Geoffroy Saint-Hilaire 1833

Steneofiber depereti Mayet 1908
Taf. 1, Fig. 1–2

Material und Maße:

Mandibularfragment sin. mit P_4–M_2 (SMNS 46902): P_4 ~9,4x8,0 – M_1 6,8x6,6 – M_2 7,0x7,1; Mandibularfragment dext. mit P_4–M_2 (SMNS 46903): P_4 8,5x6,9 – M_1 6,0x~6,6 – M_2 6,1x~6,5; unbezahntes Mandibularfragment sin. (SMNS 46727) LP_4–M_3 30,0 (Alveolarlänge); P_4 dext. (SMNS 42989a) 10,0x6,9; P_4 dext. (SMNS 42989b) 10,4x8,0; P_4 dext. (SMNS 42989c) 11,0x7,3; P_4 sin. (SMNS 42989d) 10,8x6,9; P_4 dext. (MFVG) 9,1x6,8; P^4 dext. (SMNS 40106a) 7,6x8,9; P^4-Fragment sin. (SMNS 46729) ~8,0x–.

Die vorliegenden Biberzähne passen zu *Steneofiber depereti* (vgl. Stefen 1997: 54–55). Gute morphometrische Übereinstimmung zeigt sich mit dem Material von *St. depereti* aus La Romieu (Roman & Viret 1934: 24), Faluns de Pontlevoy (Mayet 1908: 208, 300–302) und Langenau 1 (SMNS 40686, 41627). *St. depereti* aus Artenay (Mayet 1908: 206–209) hat etwas geringere Zahnmaße.

Eine Zuordnung der Egginger Fundstücke zu einer der von Ginsburg (1971) vorgeschlagenen stratigraphischen Unterarten (*St. dep. depereti*, *St. dep. carnutense*, *St. dep. caliodorensis*; Unterscheidung anhand der Zahnmaße und der Ausbildung des P_4) wurde nicht vorgenommen, da die Zähne von Egg.-Mh. 3, insbesondere die systematisch relevanten P_4, so weit abgekaut sind, daß Aussagen über Länge und Anzahl der Striide/Striae schwierig sind. Im übrigen zweifelt Stefen (1997: 51–52) die Berechtigung der drei Unterarten von *St. depereti* an, insbesondere wegen der von ihr nachgewiesenen Größenvariabilität innerhalb der Biberpopulation von Ulm-Westtangente (*Steneofiber eseri*).

Ordnung CREODONTA Bowdich 1821
Familie Hyaenodontidae Leidy 1869

Genus *Hyainailouros* Biedermann 1863

Hyainailouros sulzeri Biedermann 1863
Taf. 1, Fig. 3

Material und Maße:

P_3-Fragment dext. (SMNS 46904) –x >7,3 ($B_{Talonid}$).

Ein Bruchstück eines unteren Prämolaren (das vordere Zahndrittel fehlt) gehört zur Ordnung Creodonta. Aufgrund der Größe und Gestalt kann es eindeutig zu *Hyainailouros sulzeri* gestellt werden, dem einzigen miozänen Vertreter dieser Säugetierordnung in Europa.

H. sulzeri ist aus dem Unter- und Mittelmiozän Süddeutschlands, der Schweiz, Frankreichs und Spaniens belegt (Heizmann et al. 1996: 40; Ginsburg 1999a: 106). Die Reste von süddeutschen Fundstellen (Eggingen-Mittelhart 3, Baggersee Freudenegg, Meßkirch, Oggenhausen) beschränken sich auf sehr wenige Einzelzähne und Knochen, dagegen wurde in Frankreich (Chevilly-Aérotrain) ein großer Teil eines Skelettes gefunden (Ginsburg 1980).

Ordnung CARNIVORA Bowdich 1821
(= Fissipeda Blumenbach 1791)
Familie Amphicyonidae Trouessart 1885
Unterfamilie Amphicyoninae Trouessart 1885

Genus *Cynelos* Jourdan 1862

Cynelos cf. *helbingi* (Dehm 1950)

Taf. 1, Fig. 4–5

Material und Maße:

P_4 dext. (MFVG) 14,7x7,3; M_1-Fragment dext. (SMNS 42957) –x>10,0; M_2 dext. (SMNS 46905) 13,9x9,5; M_2-Fragment dext. (SMNS 42958) –x~9,9; M^1 sin. (MFVG) 16,3x20,4; Astragalus dext. (SMNS 45378) ~35,8x~35,5 (LxB).

Die Fundstelle Egg.-Mh. 3 hat vier Unterkieferzähne, einen Oberkieferzahn und einen Astragalus geliefert, die zur Amphicyoniden-Gattung *Cynelos* gehören.

Metrisch können die kleinen Arten *C. rugosidens* und *C. schlosseri* von vornherein ausgeschlossen werden. Die Fundstücke (insbesondere der P_4, das M_1-Bruchstück mit erhaltenem Trigonid sowie der M^1) stimmen viel besser überein mit entsprechendem Material von *C. lemanensis* aus Saint-Gérand-le-Puy (Ginsburg 1977: 57–104) und von *C. helbingi* aus Wintershof-West (Dehm 1950: 23–30; Kuss 1965: 57–60). Gegenüber der – im Zahnbau sehr ähnlichen – erstgenannten Art ist *C. helbingi* durchschnittlich etwas größer. Danach passen die Egginger Fundstücke eher zu *C. helbingi* von der Typuslokalität Wintershof-West.

Aufgrund der Zahndimensionen wurde das Material aus Egg.-Mh. 3 in die Nähe der Art *Cynelos helbingi* gestellt. Die wenigen vorliegenden Objekte reichen aber für eine sichere Ansprache auf artlichem Niveau nicht aus. Außerdem kann eine Aufarbeitung der *Cynelos*-Belege aus Ablagerungen der USM nicht völlig ausgeschlossen werden.

Genus *Amphicyon* Lartet 1836

Amphicyon cf. *major* Blainville 1841

Taf. 2, Fig. 1–3

Material und Maße:

M_2 sin. (SMNS 46907) ~20,3x15,3; M_3 sin. (SMNS 46906) 14,0x12,1; P^3 sin. (SMNS 46909) 14,5x7,7; M^2 sin. (MFVG) 21,2x~29,7 (Keim); Radius-Fragment sin. (SMNS 46731) 30,3x41,3 (D_{Ap}xD_T, proximales Gelenk).

Von Amphicyoniden konnten an der Fundstelle Egg.-Mh. 3 fünf weitere Zahn- und Knochenreste geborgen werden, die für die oben beschriebene *Cynelos*-Form deutlich zu groß sind. Hiervon passen vor allem ein M_2, ein P^3 und ein M^2 in ihrem Bau und ihrer Größe gut zu *Amphicyon major* aus La Romieu (Roman & Viret 1934: 11–13 u. Taf. 1) und Sansan (Ginsburg 1961, Abb. 3 u. Taf. 2–4; Kuss 1965: 25–29).

Der vorliegende, stark abgekaute M_2 besitzt einen annähernd rechteckigen Umriß mit ähnlichem wie bei *A. major* ausgezogenem anterolabialem Zahnrand und gleichmäßig gerundeter Talonid-Innenhälfte. Bezüglich dieser Merkmale zeigt sich gute Übereinstimmung auch mit einem M_2 von *Amphicyon* sp. aus Steinheim a. A. (vgl. HEIZMANN 1973, Abb. 3). Dagegen ist am dort gefundenen Typusexemplar von *A. steinheimensis* (SMNS 4808) die Talonid-Innenhälfte des M_2 stärker reduziert, außerdem fehlt die für *A. major* typische Betonung des anterolabialen Zahnrandes (vgl. HEIZMANN 1973: 15). Gegenüber dem M_2 aus Egg.-Mh. 3 haben die beiden entsprechenden Zähne des Typus von *A. steinheimensis* auch etwas geringere Dimensionen.

Der P^3 aus Eggingen, ein frischer Zahn, fällt durch seine relativ geringe Kronenhöhe sowie die diagonal verlaufende Schneide auf und paßt darin gut zu *A. major*.

Der M^2 (Zahnkeim: nicht angekaut und keine Kontaktusuren) besitzt einen markanten Paraconus und einen gut entwickelten Metaconus. Die Maße, der Umriß und das Kronenmuster dieses Zahnes passen gut zum Holotypus von *A. major* aus Sansan (vgl. KUSS 1965, Abb. 3). Ähnlichkeiten bestehen auch mit dem von GINSBURG & ANTUNES (1968, Abb. 31) abgebildeten M^2 von *A. giganteus* aus Pontigné, so daß diese Art nicht völlig ausgeschlossen werden kann. Durchschnittlich ist *A. giganteus* jedoch größer als *A. major*. Für die beiden Arten *A. steinheimensis* und *A. bohemicus* sind die metrischen Werte des M^2 aus Egg.-Mh. 3 zu hoch (vgl. KUSS 1965: 46; HEIZMANN 1973: 10).

Von einer sicheren Artzuordnung des vorliegenden Materials wird trotz der genannten Übereinstimmungen mit *A. major* abgesehen. Dies einerseits wegen der unzureichenden Materialbasis und andererseits deshalb, weil die Variationsbreite der in Frage kommenden *Amphicyon*-Arten (vor allem *A. major* und *A. giganteus*) nicht ausreichend bekannt ist. Deswegen erfolgt die Zuordnung zum Taxon *Amphicyon major* in offener Nomenklatur.

Unterfamilie Thaumastocyoninae HÜRZELER 1940

Thaumastocyoninae indet.

Taf. 2, Fig. 4

Material und Maße:
M^1 sin. (SMNS 42956) 13,7x17,0.

Der abgerollte M^1 hat einen dreieckig-ovalen Umriß, eng beieinander stehende und mit einem schwachen Grat verbundene Labialhöcker sowie ein deutliches linguales Cingulum. Para- und Metaconus sind als Folge der Zurundung des Zahnes nur geringfügig höher als der Protoconus. In Vorder- oder Hinteransicht ist die Zahnkrone zwischen den beiden Labialhöckern und dem Protoconus winkelförmig eingeknickt (Winkel etwa 145°). Ein Metaconulus ist im Gegensatz zum fehlenden Paraconulus angedeutet.

Aufgrund des gegenüber dem Metaconus erheblich voluminöseren Paraconus, der Engständigkeit dieser Hügel und des asymmetrischen Zahnumrisses stammt der vorliegende M^1 sehr wahrscheinlich von einem Vertreter der Thaumastocyoninae. Die metrischen Werte des Zahnes liegen allerdings unter denen der bekannten Arten dieser Unterfamilie (vgl. GINSBURG 1999b: 118).

Amphicyonidae indet.

Material und Maße:

$C_{inf.}$-Fragment sin. (SMNS 40111) 20,1x13,7; $C_{inf.}$-Fragment sin. (SMNS 42954) 20,2x~12,5; $C^{sup.}$-Fragment dext. (SMNS 46908) ~17,0x>11,5; $C^{sup.}$-Fragment dext. (SMNS 42959) keine Maße.

Vier fragmentäre Canini entziehen sich einer näheren Bestimmung. An den beiden unteren Canini ist nur die untere Kronenhälfte erhalten. Sie weisen deutliche linguale und posteromediane Längskanten auf, wie auch ein oberer Canin, an dem nur die vordere Kronenhälfte erhalten ist. Von einem weiteren oberen Canin liegt ein Fragment vor, das aus der nahezu vollständigen Zahnwurzel und dem basalen Viertel der Krone besteht. In ihren Proportionen liegen die vier Bezahnungsreste etwa zwischen den beiden Arten *C. helbingi* und *A. major*. Metrisch zeigt sich gute Übereinstimmung zum Beispiel mit den Canini des Holotypus von *A. steinheimensis* (SMNS 4808, vgl. Heizmann 1973: 10, 13 u. Taf. 2, Abb. 1).

Familie Felidae Gray 1821
Unterfamilie Felinae Trouessart 1885

Genus *Pseudaelurus* Gervais 1850

Pseudaelurus cf. *lorteti* Gaillard 1899

Material und Maße:

M_1-Fragment sin. (SMNS 42955) –x~5,5.

Ein abgerolltes M_1-Fragment (vorderes Zahndrittel mit rückwärts gebogener Vorderwurzel) kann wegen der charakteristischen Form des erhaltenen Paraconids (H_{labial}: 5,6 mm) eindeutig zur Feliden-Gattung *Pseudaelurus* gestellt werden.

Vergleicht man das M_1-Fragment mit entsprechenden Zahnfunden der bisher bekannten *Pseudaelurus*-Arten (*Ps. turnauensis*, *Ps. lorteti*, *Ps. romieviensis* und *Ps. quadridentatus*; vgl. Ginsburg 1999b: 148), so zeigt sich größenmäßig beste Übereinstimmung mit der Art *Ps. lorteti*, die in Europa im Unter- und Mittelmiozän verbreitet ist und in Süddeutschland zum Beispiel an der Fundstelle Steinheim a. A. vorkommt (Heizmann 1973: 54–57). Erhaltungsbedingt ist der M_1 jedoch morphologisch nur unzureichend zu beurteilen, so daß eine sichere Artzuordnung nicht möglich ist.

Familie Mustelidae Swainson 1835

Mustelidae indet.

Material und Maße:

Mandibularfragment dext. mit M_1-Fragment (SMNS 45387): M_1 ~12,5x– (Alveolarrandmaß); $C^{sup.}$ dext. (SMNS 46730) 10,7x7,7x17,7 (LxBxH); $C^{sup.}$ dext. (SMNS 42975) keine Maße.

Das schlecht erhaltene Unterkiefer-Bruchstück kann lediglich als Mustelidae indet. angesprochen werden. Von der Bezahnung ist nur das Talonid des M_1 erhalten geblieben. Das Alveolar-Randmaß des M_1 beträgt ~12,5 mm, die Breite des Talonids ~5,5 mm und die Höhe des Unterkieferastes am Hinterrand des M_1 ~16,6 mm. Es handelt sich also um einen relativ großwüchsigen Musteliden, möglicherweise um einen Vertreter der Gattung *Ischyrictis* (vgl. Roth 1989: 173–181). Aufgrund der Dimensionen könnten hierzu auch zwei obere Canini gehören, die für eine nähere Bestimmung ebenfalls zu schlecht erhalten sind.

Ordnung PERISSODACTYLA OWEN 1848
Familie Rhinocerotidae OWEN 1845

Die Rhinocerotiden sind in Egg.-Mh. 3 mit vier Formen vertreten, die einer kleinen und einer großen Art sowie zwei mittelgroßen Arten angehören. Zur Bestimmung der einzelnen Taxa diente in erster Linie die Oberkieferbezahnung. Die systematische Zuordnung der Unterkieferzähne basiert – neben wenigen morphologischen Aspekten – vor allem auf den metrischen Werten.

Unterfamilie Aceratheriinae DOLLO 1885
Tribus Aceratheriini DOLLO 1885

Genus *Plesiaceratherium* YOUNG 1937

Plesiaceratherium lumiarense (ANTUNES & GINSBURG 1983)
Taf. 2, Fig. 7–10

Material und Maße:

D_3 sin. (SMNS 42964) 39,5x20,5; P_2 sin. (SMNS 42966) 28,4x19,7; P_2 dext. (SMNS 42960) 30,5x~16,5; $P_{3/4}$-Fragment sin. (SMNS 42970b) ~32,8x23,9; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 42970a) 42,8x27,6; $M_{inf.}$-Fragment dext. (SMNS 46754) 46,4x~24,2; D^2 dext. (SMNS 46913) 45,4x37,6 (mit Hypoblasie); P^2-Fragment dext. (SMNS 46750) >31,2x–; P^3 sin. (Coll. RAMMINGER) 40,3x46,1; P^3-Fragment dext. (SMNS 42965b) >32,4x–; P^4-Fragment dext. (SMNS 46751) >36,9x–; M^1 dext. (Coll. RAMMINGER) 44,4x42,3; M^3 sin. (Coll. RAMMINGER) 46,5x52,4; 2 P^4/M^1-Fragm. (SMNS 46748, 46752) keine Maße; 7 $M^{sup.}$-Fragm. (SMNS 42965a+c, 42969a+b, 46749, 46753, 46919) keine Maße; Astragalus sin. (SMNS 46746) 75,2x84,9 (LxB); Metatarsale II sin. (SMNS 46745) 150 (L_{max}).

Das vorliegende Rhinocerotiden-Material gehört zur Gattung *Plesiaceratherium*. Die Bezahnungen und Knochen entsprechen metrisch und morphologisch am besten der Art *Plesiaceratherium lumiarense* (vgl. ANTUNES & GINSBURG 1983: 17–98; GINSBURG & BULOT 1984: 354–358).

Gute Übereinstimmung zeigt sich mit den Fundstücken von „*Aceratherium* cf. *platyodon*" aus La Romieu (ROMAN & VIRET 1934: 29–32), welche von GINSBURG & BULOT (1984: 363–364), BULOT (1986: 496) sowie von DEFA & HEISSIG (1986: 84) der Art *Plesiaceratherium lumiarense* zugeordnet wurden. Die beiden *Plesiaceratherium*-Arten *Pl. fahlbuschi* (z.B. Fundstelle Sandelzhausen, HEISSIG 1972: 57–81) und *Pl. platyodon* (z.B. Fundstelle Buñol, SANTAFÉ-LLOPIS et al. 1985: 61–67) können aufgrund geringerer Zahngrößen ausgeschlossen werden. Gegenüber dem Material von Egg.-Mh. 3 weist vor allem *Pl. platyodon* auch zahnmorphologische Unterschiede auf. Bei dieser Art ist die Lingualseite der P^{3+4} stärker zugerundet und das Crochet der $M^{sup.}$ weniger deutlich ausgebildet.

Eine weitere, generisch aber zweifelhafte Form, „*Pl.*" *mirallesi*, basiert nur auf Unterkieferzähnen, einem oberen Inzisiv (I^1) und postcranialen Skelettelementen (CRUSAFONT et al. 1955: 152; DEFA & HEISSIG 1986: 85; HEISSIG 1972: 61–62 u. 1999b: 179). Für einen Vergleich mit den Fundstücken aus Eggingen fehlen also die zur Bestimmung fossiler Rhinocerotiden wichtigen oberen Prämolaren und Molaren.

An der Fundstelle Egg.-Mh. 3 konnten zwar nur wenige vollständige Zähne und Knochen von *Plesiaceratherium* geborgen werden, dennoch ist die spezifische Zuordnung anhand der morphologischen Befunde und der Größenmaße gesichert.

Tribus Teleoceratini Hay 1902

Genus *Prosantorhinus* Heissig 1974

Prosantorhinus cf. *douvillei* (Osborn 1900)

Taf. 3, Fig. 1–2

Material und Maße:

D^4 dext. (SMNS 46735) 38,9x38,8; M^3 sin. (SMNS 46747) 43,4x48,1.

Der „frische“ D^4 (dünner Schmelzbelag, kurze Postfossette, relativ hoher und breiter Ectoloph) zeigt ein markantes Crochet, ein kurzes Innencingulum sowie Protoconus- und Hypoconusfurchen. An der Labialwand dieses Zahnes ist basal ein schwaches Cingulum ausgebildet, außerdem ist sehr deutliche Anwachsstreifung zu erkennen.

An dem M^3 sind noch die Labialwurzel und die beiden – miteinander verbundenen – lingualen Wurzeläste erhalten. Die Zahnkrone weist ein kräftiges Crochet und ein relativ schwaches, unterbrochenes Innencingulum auf. Das posteriore Cingulum ist ganz nach lingual gerückt und zu einer steilen Kante reduziert.

Anhand der Zahnmorphologie können die beiden Fundobjekte eindeutig der Gattung *Prosantorhinus* zugeordnet werden, von der in Europa bisher nur zwei Arten bekannt sind. Die Längen-/Breitenwerte der Zähne sind für die kleinere Art *Pr. germanicus* etwas zu hoch und liegen im Größenbereich von *Pr. douvillei* (vgl. Heissig 1972, Tab. 2; Cerdeño 1996). Morphometrische Übereinstimmung zeigt sich auch mit den entsprechenden Fundstücken von *Pr. douvillei* aus Langenau 1 (Kap. 3.3 und Anhang, Tab. 10–12). Da aus Egg.-Mh. 3 aber nur zwei Einzelzähne vorliegen, darunter ein Milchzahn, wird keine definitive Artbestimmung vorgenommen.

cf. *Prosantorhinus germanicus* (Wang 1929)

Taf. 3, Fig. 3, 9–10

Material und Maße:

I_2 sin. (SMNS 46744) 30,0x20,1x13,5 (LxBxH); I_2-Fragment sin. (SMNS 46742) keine Maße; P_3 dext. (Coll. Ramminger) 25,8x17,7; P_1 sin. (SMNS 42979) 15,5x8,8; $P_{3/4}$ dext. (SMNS 46946) 31,0x~21,0; P_4-Fragment sin. (SMNS 46740) ~32,9x~22,6; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 46911) 31,2x22,5; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 42961) 34,3x22,4; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 46741) 34,9x24,7; I^1 dext. (SMNS 46880) 34,4x14,0x~12,0 (LxBxH); 3 P^{2+3}-Fragmente (SMNS 42962, 46738, 46739) keine Maße; $M^{1/2}$-Fragment (SMNS 46737) keine Maße; M^3 sin. (SMNS 46736) 34,9x37,3.

Die nur durch wenige, z. T. fragmentäre Objekte belegte Maxillarbezahnung paßt nach den von Heissig (1984: 67–70) gegebenen Bestimmungskriterien am ehesten zur Gattung *Prosantorhinus*.

Ein P^2-Fragment zeigt einen verkürzten Protoloph (Apomorphie für die Tribus Teleoceratini). Die $P^{sup.}$-Fundstücke haben alle ein deutliches Innencingulum, an einem P^3-Bruchstück ist eine Brücke zwischen Proto- und Hypoconus ausgebildet. Der M^3 hat ein schwaches Innencingulum, deutliche Protoconusfurchen, ein kurzes Crochet sowie ein nur lingual entwickeltes posteriores Cingulum; diese Merkmalskombination ist typisch für die Gattung *Prosantorhinus*. Ein I^1, zwei I_2, vier untere Prämolaren und drei untere Molaren werden hauptsächlich wegen ihrer Dimensionen (kleine Rhinocerotiden-Form) zu diesem Taxon gestellt.

Die vorliegenden Unter- und Oberkieferzähne stimmen morphometrisch weitgehend mit Fundstücken von *Pr. germanicus* aus Sandelzhausen (Vergleich mit dem

Material in der BSP, München; siehe auch Heissig 1972: 65–69; Cerdeño 1996, Taf. 17) und La Romieu (Ginsburg & Bulot 1984: 360–362) überein. Die größere Art *Pr. douvillei*, die zum Beispiel an der Fundstelle Langenau 1 vorkommt (Kap. 3.3), kann anhand der Zahnmaße ausgeschlossen werden. Da für diagnostische Zwecke aber nur sehr wenig Material aus Egg.-Mh. 3 zur Verfügung steht, fehlt der Bestimmung als *Prosantorhinus germanicus* die letzte Sicherheit.

Genus *Diaceratherium* Dietrich 1931

cf. *Diaceratherium aurelianense* (Nouel 1866)

Taf. 3, Fig. 4–8

Material und Maße:

M_3 sin. (MFVG) 59,7x29,3; $M_{inf.}$-Fragment dext. (SMNS 45389) 56,5x>30,6; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 42970) 52,9x28,3; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 46772) 50,5x30,2; $M_{inf.}$ dext. (MFVG) ~50,2x30,3; $M_{inf.}$ dext. (SMNS 46943) 49,7x30,2; 2 I^1-Fragmente (SMNS 42971, 46822) keine Maße; P^2 dext. (SMNS 46769) 28,6x34,6; P^3-Fragment dext. (SMNS 46766) >32,4x~52,3; P^4 sin. (SMNS 46764) 46,1x64,5; M^2-Fragment dext. (SMNS 46763) 66,3x~64,2; M^3-Fragment sin. (Coll. Ramminger) ~57,5x~67,0; 5 $M^{sup.}$-Fragmente (SMNS 46765, 46767, 46768, 46770, 46771) keine Maße.

Die hier aufgeführten Einzelzähne gehören zu einer großwüchsigen Rhinocerotiden-Form. Nach der Größe und Gestalt der Zähne kommen nur die beiden Arten *Diaceratherium aurelianense* und *Brachypotherium brachypus* in Frage, die aber anhand von wenigen Einzelzähnen kaum zu unterscheiden sind.

Das Material von Egg.-Mh. 3 entspricht morphologisch eher der Art *D. aurelianense*, wie der Vergleich mit den von Ginsburg et al. (1981: 355–360), Ginsburg & Bulot (1984: 358) und Cerdeño (1993) beschriebenen bzw. abgebildeten Fundstücken zeigt. An einem P^4 aus Eggingen ist nur ein schwaches, unterbrochenes Innencingulum ausgebildet. Die P^4 von *Br. brachypus* weisen dagegen ein kräftiges, durchgehendes Innencingulum auf (Klähn 1924: 220+229; Heissig 1984: 68 sowie SMNS-Vergleichsmaterial der Fundstelle Steinheim a. A.). Metrisch liegen einige der Zähne von Egg.-Mh. 3 (z.B. der P^4 und die M^{2+3}-Fragmente) im Größenbereich von *Br. brachypus*; für die Art *D. aurelianense* sind sie etwas zu groß (vgl. Cerdeño 1993: 32, 45).

Aufgrund der morphometrischen Daten könnte es sich um eine fortschrittliche Form von *D. aurelianense*, einen frühen Vertreter von *Br. brachypus* oder um eine Übergangsform zwischen beiden Arten handeln. Eine Klärung dieser Frage ist am vorliegenden Fundmaterial nicht möglich.

Familie Tapiridae Burnett 1833

Genus *Paratapirus* Depéret 1902

Paratapirus cf. *intermedius* (Filhol 1885)

Taf. 2, Fig. 5–6

Material und Maße:

$P_{inf.}$-Fragment sin. (SMNS 46916) keine Maße; $M_{inf.}$-Fragment dext. (SMNS 46915) –x14,1 (B_v); P^2 sin. (MFVG) 14,1x17,3; P^4 sin. (SMNS 46781) 16,5x20,6; M^3 sin. (SMNS 42987) 20,4x22,3; $M^{sup.}$-Fragment (SMNS 46914) dext. >16,8x>17,7.

Die Gattung *Paratapirus* ist durch sechs Bezahnungsreste belegt. Zur näheren Bestimmung wurden nur die vollständigen Zähne herangezogen: ein P^2 (Vorjoch verläuft schräg zur vorderen Außenecke), ein P^4 (gerundet-rechteckiger Umriß) und ein M^3 (keine hintere Kontaktusur erkennbar). Sie lassen sich von entsprechenden Exemplaren der Art *Paratapirus intermedius*, etwa aus Selles-sur-Cher (Cerdeño & Ginsburg 1988: 81–84), Barbotan-les-Thermes (Ginsburg et al. 1991: 189–190) oder vom ehemaligen Egginger Gemeindesteinbruch (v. Koenigswald 1930: 10–11), sowohl morphologisch als auch größenmäßig nicht unterscheiden. Da aber das autochthone Vorkommen von *P. intermedius* in den Faunen des Orleaniums bisher noch nicht eindeutig nachgewiesen ist (Heissig 1999a: 172) und aus Egg.-Mh. 3 nur wenig Vergleichsmaterial vorliegt, wurde auf eine definitive Artzuordnung verzichtet. Eine Aufarbeitung aus Sedimenten der USM bzw. OMM ist nicht auszuschließen.

Ordnung ARTIODACTYLA Owen 1848
Familie Anthracotheriidae Leidy 1869

Genus *Elomeryx* Marsh 1894

Elomeryx borbonicus (Gervais 1848–1852)
Taf. 4, Fig. 1

Material und Maße:
M^3 dext. (MFVG) 22,5x23,0/20,1.

In der Sammlung des Mineralien- und Fossilien-Vereins Gerstetten befindet sich ein gut erhaltener Einzelzahn eines Anthracotheriiden aus Egg.-Mh. 3. Es handelt sich um einen oberen Molaren (wenig angekaute Zahnkrone ohne Wurzeln), der aufgrund seines trapezförmigen Umrißes und wegen fehlender distaler Kontaktusur als M^3 anzusprechen ist (vgl. Hellmund 1991b: 40).

Aus dem Orleanium Europas sind bisher nur zwei Arten von Anthracotheriiden bekannt, *Brachiodus intermedius* und *Brachiodus onoideus* (vgl. v. d. Made 1999: 204, 207). Der vorliegende M^3 stimmt jedoch in seinen Maßen mit keiner dieser Arten überein; die Längen-/Breitenwerte liegen noch weit unterhalb der Variationsbreite der kleineren Art *B. intermedius* (vgl. Dineur & Ginsburg 1986: 635). Größenmäßig und morphologisch paßt der Egginger Zahn am besten zur Gattung *Elomeryx* (vgl. Schaub 1948, Taf. 13, Abb. 1). Der Vergleich mit dem von Hellmund (1991b) publizierten europäischen *Elomeryx*-Material zeigt, daß es sich nur um die Art *E. borbonicus* handeln kann.

Da *E. borbonicus* aber lediglich in Faunen des Oberoligozäns und des tiefsten Untermiozäns (Säugerzonen MP 26 bis MN 1, vgl. Hellmund 1991b, Tab. 9) nachgewiesen ist, dürfte der Egginger *Elomeryx*-Beleg aus Sedimenten dieses Altersbereiches aufgearbeitet worden sein. Die hierfür in Frage kommenden Ablagerungen der USM (Ulmer Schichten) waren unmittelbar im Liegenden der Fundschicht Egg.-Mh. 3 aufgeschlossen (Kap. 2.1). Der gute Erhaltungszustand des vorliegenden Zahnes ohne Anzeichen von Abrollung weist auf eine sehr geringe aquatische Umlagerung hin. Vermutlich wurde der Zahn ganz in der Nähe der Fundstelle aus einem unverfestigten Horizont der USM ausgewaschen und relativ rasch wieder in das Sediment der Fundschicht (Geröllhorizont) eingebettet. Diese befand sich an der Basis der Grimmelfinger Schichten. Die Aufarbeitung muß also im Zeitraum zwischen der maximalen Eintiefung der Graupensandrinne und der ersten Sedimentschüttung in diese Rinne stattgefunden haben.

Familie Suidae GRAY 1821

Unterfamilie Hyotheriinae COPE 1888

Genus *Aureliachoerus* GINSBURG 1973

Aureliachoerus aurelianensis (STEHLIN 1900)

Taf. 4, Fig. 2–3

Material und Maße:

D_4 dext. (SMNS 40105) ~15,4x7,2/>8,2; P^3 sin. (SMNS 40109) 10,5x8,9; M^3 sin. (SMNS 46780) 15,3x13,2/10,9; M^3 sin. (MFVG) 14,4x13,8/11,5.

Durch einen unteren Milchzahn, einen oberen Prämolaren und zwei obere Molaren ist das Vorkommen einer kleinen Suiden-Form in der Fauna Egg.-Mh. 3 dokumentiert. Unter den bekannten Suiden-Arten kommt für die vier Fundstücke morphometrisch nur die Art *Aureliachoerus aurelianensis* in Frage.

Zähne von *A. aurelianensis* sind z.B. von den Fundstellen Artenay (MAYET 1908: 155–161; V. D. MADE 1998, Abb. 6), Andelsbachtal (KLÄHN 1925: 224), Les Beilleaux (GINSBURG et al. 1988: 198–199) und Barbotan-les-Thermes (GINSBURG et al. 1991: 191–193) bekannt. Im Vergleich mit diesem Material zeigen die vorliegenden Fundstücke keine wesentlichen Unterschiede.

Genus *Hyotherium* H. V. MEYER 1834

Hyotherium soemmeringi H. V. MEYER 1834

Taf. 4, Fig. 4–7

Material und Maße:

P_2 sin. (SMNS 46918) 13,5x6,0; M_1 sin. (SMNS 46775) 16,0x11,5/11,9; $M_{1/2}$ sin. (SMNS 46776) 16,8x~12,1/~11,9; M_2 dext. (SMNS 45381) 19,1x13,6/14,0; M_3 sin. (SMNS 42980) 24,3x13,0/11,1; P^3 sin. (SMNS 42988) 13,5x9,0; P^3 sin. (SMNS 46777) 13,9x9,4; P^3 sin. (SMNS 46920) 14,5x9,5; P^3 dext. (SMNS 40107) 15,2x10,0; P^4 dext. (Coll. RAMMINGER) 13,7x14,4; M^1 sin. (SMNS 42981) 15,6x14,5/~14,4; M^2 sin. (SMNS 46922) 16,7x16,5/16,1; M^2 sin. (SMNS 45379) 17,5x16,5/~16,1; M^3 dext. (SMNS 46923) 20,1x15,5/14,3; M^3 dext. (SMNS 42984) 20,2x17,0/14,1; M^3 dext. (SMNS 42985) 20,7x15,6/14,1; M^3 sin. (MFVG) 21,0x16,1/15,2.

Die meisten Fossilfunde von schweineartigen Paarhufern aus Egg.-Mh. 3 gehören zur Gattung *Hyotherium*. Es liegen 17 Einzelzähne – von mindestens drei Individuen – vor, die aufgrund ihrer Größenverhältnisse und ihres Bauplans zur Art *Hyotherium soemmeringi* gestellt werden können (vgl. HELLMUND 1991a: 32). Wegen der Größe der Zähne ist eine Zugehörigkeit zur kleineren Art *H. meissneri* und zur Gattung *Palaeochoerus* auszuschließen.

Die Egginger Zähne fügen sich morphologisch wie metrisch gut ein in die Varianten der *H. soemmeringi*-Formen aus Sandelzhausen (SCHMIDT-KITTLER 1971: 136–147), Baigneaux-en-Beauce (AZANZA et al. 1993, Abb. 3–4) und dem steirischen Tertiär (THENIUS 1956: 347–356; V. D. MADE 1998: 246–253 u. Tab. 5–6). Darüber hinaus entsprechen einige dieser Zähne in ihren Maßen genau den von HELLMUND (1991a: 44–45) genannten Mittelwerten für *H. soemmeringi* aus Sandelzhausen. Damit ist die Bestimmung gut abgesichert.

Hyotherium cf. *meissneri* (H. v. Meyer 1829)

Material und Maße:

Mandibularfragment sin. mit M_1–M_2 (SMNS 40112): M_1 ~13,3x–, M_2 16,2x~12,3/11,8;

P_4 dext. (Coll. RAMMINGER) 13,5x8,4; M_3 sin. (Coll. RAMMINGER) 21,6x12,4/11,3; M_3 sin. (SMNS 46917) 21,9x12,4/11,1 (Keim); I^1 dext. (SMNS 46919) 15,5x8,4; M^3 dext. (SMNS 46881) 17,8x14,7/12,5 (Keim).

Diese *Hyotherium*-Reste, ein bezahntes Unterkieferfragment und fünf Einzelzähne, haben für *H. soemmeringi* zu geringe Dimensionen. Die Zähne passen morphometrisch besser zur Art *H. meissneri* (vgl. HELLMUND 1991a), welche aber nur in Faunen des Ageniums (MN 1–2) nachgewiesen ist. Aus dem Orleanium Süddeutschlands ist bisher keine *Hyotherium*-Art mit entsprechender Größe bekannt. So muß die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß die vorliegenden Zähne aus Sedimenten der USM aufgearbeitet wurden. Insbesondere auch deswegen, weil diese Sedimente unmittelbar unterhalb der Fundschicht Egg.-Mh. 3 anstanden (vgl. hierzu die Erläuterungen zu *Elomeryx borbonicus* weiter oben). Die kleine Egginger *Hyotherium*-Form wird als *H.* cf. *meissneri* bestimmt.

Unterfamilie Listriodontinae SIMPSON 1945

Genus *Bunolistriodon* ARAMBOURG 1933

Bunolistriodon aff. *latidens* (BIEDERMANN 1873)

Taf. 4, Fig. 8–9

Material und Maße:
I_2-Fragm. sin. (SMNS 46779) –x13,0; M_3 sin. (SMNS 42986) 30,5x17,0/15,9; $M^{1/2}$ dext. (SMNS 42982) 19,7x16,8/17,2.

Der sublophodonte – annähernd bunodonte – Zahnbau des M_3 bzw. des $M^{1/2}$ und die Maße der drei vorliegenden Suidenzähne (neben den beiden Molaren noch ein I_2-Bruchstück) zeigen, daß es sich hierbei um Reste der Gattung *Bunolistriodon* handelt. Von dieser Gattung sind im mitteleuropäischen Raum nur zwei Arten, *B. latidens* und *B. lockharti*, bekannt. Sie lassen sich im wesentlichen nur anhand der Zahngrößen unterscheiden: *B. latidens* hat gegenüber *B. lockharti* etwas geringere metrische Werte (v. D. MADE 1990: 86). Eine zuverlässige Unterscheidung der beiden Arten mittels zahnmorphologischer Kriterien ist bisher kaum möglich, da die individuelle Variation, vor allem von *B. latidens*, nicht genügend bekannt ist (vgl. DEHM 1934: 524–526). Nicht auszuschließen ist auch, daß es sich bei *B. latidens* um eine Unterart von *B. lockharti* handelt (FORTELIUS et al. 1996: 353).

Der gut erhaltene M_3 aus Eggingen paßt metrisch am ehesten zum Typus von *B. latidens* aus Veltheim (DEHM 1934, Tab. 2) und zum Fundgut von *B.* aff. *latidens* aus Artesilla (AZANZA et al. 1993: 125–131). Entsprechende Zähne von *B. lockharti* aus Gerlenhofen (Material in der Sammlung des HVNU, DEHM 1934, Tab. 2) und aus der Umgebung von Lissabon (ANTUNES & ESTRAVÍS 1986, Abb. 2) haben dagegen deutlich größere Maße. Wegen der geringen Vergleichsbasis mit nur drei Einzelzähnen wurde die Bestimmung daher als *Bunolistriodon* aff. *latidens* vorgenommen.

Unterordnung Ruminantia SCOPOLI 1777

Genus *Amphimoschus* BOURGEOIS 1873

Amphimoschus pontileviensis BOURGEOIS 1873

Taf. 5, Fig. 1–5

Material (Maße siehe auch Anhang, Tab. 1–6):
Mandibularfragment sin. mit M_1–M_3 (SMNS 46924): LM_1–M_3 44,2; Mandibularfrag-

ment dext. mit M_1–M_2 (SMNS 46788); Mandibularfragment dext. mit M_2–M_3 (SMNS 46785); Mandibularfragment dext. mit M_2–M_3 (SMNS 46925); Maxillarfragment sin. mit M^1–M^3 (SMNS 46787): LM^1–M^3 35,6; 2 P_4 sin. (SMNS 42952, 42953); M_1 sin. (MFVG); 2 M_2 dext. (SMNS 42991, 46786); 2 M_3 sin. (SMNS 40100a, 42951); M_3 dext. (SMNS 40100b); $M^{2/3}$ sin. (SMNS 42950); $M^{sup.}$-Fragment dext. (SMNS 46927).

Von *Amphimoschus pontileviensis* stammt der weitaus größte Teil des Ruminantier-Materials aus Egg.-Mh. 3. Die Reste gehören zu mindestens fünf Individuen.

Einer der beiden isolierten P_4 zeigt eine lingual deutlich gegabelte Vorderwand (kräftige Transversalfalte), der andere ist so weit abgekaut, daß eine Gabelung der Vorderwand nicht mehr erkennbar ist. Die unteren Molaren haben geriefte Schmelzoberflächen; eine *Palaeomeryx*-Falte fehlt. Gegenüber *A. artenensis* sind sie relativ hochkronig. Das Exostylid ragt an den unteren Molaren bis über die halbe Kronenhöhe hinauf. Der dritte Lobus des M_3 besitzt eine Lingualwand mit gut entwickelter Mittelrippe (vgl. RINNERT 1956: 23). Von Zähnen des Oberkiefers liegen nur zwei einzelne Molaren und ein Kieferrest mit relativ stark abgekauten M^1–M^3 vor. Diese Molaren zeigen weit abgespreizte Außenwurzeln, einen annähernd trapezförmigen Umriß und das für *Amphimoschus* typische Kronenmuster: schwache Schmelzrunzelung am Proto- und Hypoconus, markante Styli bzw. Säulen der labialen Zahnwand, gegabelte und mit der Praehypocrista verbundene Neocrista (Terminologie nach RÖSSNER 1995: 15).

Die vorliegende Unter- und Oberkieferbezahnung stimmt morphometrisch am besten mit *A. pontileviensis* aus Falun de Pontlevoy (MAYET 1908: 285–287 u. Taf. 10, Abb. 5) und Langenau 1 (Material des SMNS) überein. Die Egginger Fundstücke passen aber auch gut zu der von ROMAN & VIRET (1934, Taf. 6, Abb. 28) abgebildeten Mandibel mit P_4–M_3 aus La Romieu („*A. artenensis*") sowie zum Material von Viehhausen und Undorf („cf. *A. artenensis*"; vgl. RINNERT 1956: 22–26 u. Taf. 2, Abb. 1–2). Aufgrund der Dimensionen gehören die *Amphimoschus*-Belege dieser drei Fundstellen wohl ebenfalls zu *A. pontileviensis*. Zwei M_3 (L=18,0mm) aus Viehhausen sind jedoch etwas kürzer als die M_3 (L: 18,6–21,8mm) von Eggingen. Die Zähne von *A. artenensis* aus Artenay (MAYET 1908, Taf. 5, Abb. 3–4) und Thenay (MAYET 1908, Taf. 10, Abb. 7) sind metrisch deutlich kleiner als die vorliegenden Fundstücke.

Insbesondere die Morphologie der P_4, die relativ hochkronigen unteren Molaren und die Zahnmaße rechtfertigen die Bestimmung als *Amphimoschus pontileviensis*. Die Gattung wird zur Zeit revidiert (GINSBURG et al., in Vorbereitung).

Überfamilie Cervoidea SIMPSON 1931
Familie Lagomerycidae PILGRIM 1941

Genus *Ligeromeryx* AZANZA & GINSBURG 1997

cf. *Ligeromeryx praestans* (STEHLIN 1937)
Taf. 4, Fig. 10

Material und Maße:

Geweihpedikel dext. (SMNS 46789) 16,0x15,5 (D_{AP}xD_{ML}, proximal); Geweihpedikel dext. (MFVG) 20,4x15,0 (D_{AP}xD_{ML}, proximal).

Zwei Geweihpedikel, beide mit einem Teil des Frontale, belegen einen Vertreter der Cervoidea. Nach der Ausbildung der teilweise erhaltenen Frontalia zu schließen, waren die Schädelfortsätze schräg nach lateral weisend auf dem Schädeldach angeordnet (Winkel zur Sagittalebene etwa 10–15°). Diese Konfiguration und auch die Morphologie der Geweihstangen (nach vorn und nach medial geschwungen, proximal: abgerundet dreieckiger Querschnitt, distal: mehr ovaler Querschnitt, mediale bzw. posteriore Gefäßeindrücke) passen gut zur Gattung *Lagomeryx* bzw. zu der von AZANZA & GINSBURG (1997) neu aufgestellten Gattung *Ligeromeryx*.

Metrische Übereinstimmungen zeigen sich unter den Lagomeryciden nur mit der großwüchsigen Art *Ligeromeryx praestans*, wie der Vergleich mit den in der BSP, München aufbewahrten Geweihpedikeln von *Lagomeryx parvulus* (Fundstelle Sandelzhausen), *Lagomeryx ruetimeyeri* (Fundstellen Landestrost, Reisensburg) und *Ligeromeryx praestans* (Abguß des Lectotypus: NHMB/SO-3020, Fundstelle Chitenay) ergab. Auch die von AZANZA & GINSBURG (1997: 466) gegebenen Maße der Pedikel von *L. praestans* verschiedener Fundstellen im Loire-Becken (Frankreich) stimmen weitgehend mit den Fundstücken aus Eggingen überein.

Für die Bestimmung der Geweihpedikel kommt größenmäßig auch die Cerviden-Gattung *Procervulus* in Frage mit den Arten *P. praelucidus* (vgl. RÖSSNER 1995, Tab. 96–97) und *P. dichotomus* (vgl. ROMAN & VIRET 1934, Taf. 5, Abb. 12–13; GINSBURG & BULOT 1987, Abb. 35–36; RÖSSNER 1995, Tab. 117). Allerdings sind die aus Langenau 1 bekannten Geweihstangen von *P. dichotomus* (z. B. SMNS 41469, 46355) meist deutlich kräftiger ausgebildet als die vorliegenden Fundstücke. Darüber hinaus sprechen die oben genannten morphologischen Befunde gegen eine Zugehörigkeit zur Gattung *Procervulus*.

Die zwei Geweihpedikel aus Egg.-Mh. 3 passen morphometrisch am besten zu *Ligeromeryx praestans*. Da an dieser Fundstelle aber keine Belege der charakteristischen Geweihkrone (mit mindestens drei Sprossen bei *L. praestans*, vgl. AZANZA & GINSBURG 1997, Abb. 2–3) überliefert sind, gilt die Bestimmung nur mit Vorbehalt.

Familie Cervidae GRAY 1821

Genus *Procervulus* GAUDRY 1877

Procervulus cf. *dichotomus* (GERVAIS 1849)

Material und Maße:
Geweihgabel dext. mit posteriorem Sproß (SMNS 46979).

Das Geweihfragment hat die für *Procervulus* typische einfache Form: distales Ende des Stiels in zwei Sprossen gegabelt und ohne Rose. Die Ausbildung der Geweihgabel stimmt sowohl mit *P. dichotomus* (z. B. Vergleichsmaterial des SMNS von Langenau 1 und Heggbach) als auch mit der etwas kleinwüchsigeren Art *P. praelucidus* (vgl. RÖSSNER 1995: 64–68 u. Taf. 5–6) überein. Allerdings sind die aus Wintershof-West bekannten Geweihgabeln von *P. praelucidus* meist schwächer ausgebildet als das vorliegende Fundstück. Deswegen wird es in die Nähe von *Procervulus dichotomus* gestellt.

Familie Tragulidae MILNE-EDWARDS 1864

Genus *Dorcatherium* KAUP 1833

Auf die eventuelle Zuordnung der Arten *D. naui*, *D. peneckei*, *D. vindobonense* zum Genus *Dorcabune* (QIU & GU 1991) wird hier nicht weiter eingegangen, da unser Material zur Klärung dieser Frage nichts beitragen kann.

Dorcatherium vindobonense H. v. MEYER 1846
Taf. 5, Fig. 6

Material und Maße:
Mandibularfragment sin. mit M_3 (SMNS 46928) 20,7x10,0/9,8; M_3 dext. (SMNS 46980) 19,1x9,8/10,0.

Durch zwei untere Molaren ist das Vorkommen einer mittelgroßen *Dorcatherium*-Art in Eggingen-Mittelhart dokumentiert. Die beiden M_3 zeigen kräftige Schmelzrunzelung und das für die Gattung *Dorcatherium* charakteristische Kronenmuster der unteren Molaren: ausgeprägte *Palaeomeryx*-Falte an der Protoconid-Hinterwand sowie von den vier Haupthöckern ausgehende Grate, die aufeinander zu laufen und die Form eines liegenden X bilden (interlobarer Verstrebungstyp, sensu MOTTL 1961: 23).

Die Unterscheidung der einzelnen *Dorcatherium*-Arten ist im wesentlichen nur über die absolute Größe von Gebißresten möglich, da alle bisher bekannten Arten einen relativ konservativen, einheitlichen Zahnbau haben. Metrisch passen die vorliegenden M_3 am besten zu *Dorcatherium vindobonense* (vgl. FAHLBUSCH 1985, Abb. 1), so daß sie dieser Art zugeordnet wurden.

Dorcatherium naui KAUP 1834

Material und Maße:
M_3 dext. (SMNS 46981) 17,6x7,6/8,0.

Ein weiterer in Eggingen gefundener M_3 von *Dorcatherium* liegt in seinen Maßen zwischen *D. guntianum* (vgl. SACH 1999: 80–84) und *D. vindobonense* (vgl. FAHLBUSCH 1985, Abb. 1). In diesem Größenbereich befinden sich die L/B-Werte der Bezahnungen von *Dorcatherium naui* (incl. *D. crassum*, vgl. GENTRY et al. 1999: 229 u. Tab. 23.1). Folglich wurde der Einzelzahn aus Egg.-Mh. 3 dieser Art zugeschrieben.

cf. *Dorcatherium guntianum* H. v. MEYER 1846
Taf. 5, Fig. 7

Material und Maße:
Astragalus dext. (SMNS 46879) 22,2x11,8 (LxB).

Von einem kleinen Paarhufer liegt aus Egg.-Mh. 3 ein zugerundeter Astragalus vor. Er entspricht den Astragali von *Dorcatherium guntianum* der Fundstellen Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46636) und Bézian (GINSBURG & BULOT 1987: 70 u. Abb. 16) morphometrisch so gut, daß kaum ein Zweifel an der Zugehörigkeit zu dieser Art besteht. Dennoch reicht der einzelne Astragalus nicht für eine absolut sichere Bestimmung aus; hierfür wären vor allem zugehörige Gebißreste erforderlich.

Familie Palaeomerycidae LYDEKKER 1883

Genus *Palaeomeryx* H. v. MEYER 1834

Palaeomeryx kaupi H. v. MEYER 1834
Taf. 5, Fig. 8

Material und Maße:
M^3 dext. (SMNS 46782) 20,8x22,5/21,6; $M^{sup.}$-Fragment sin. (SMNS 46783) keine Maße; Calcaneus-Fragment sin. (SMNS 46784).

Drei Ruminantier-Reste, ein vollständiger M^3 (ohne posteriore Kontaktusur) sowie Bruchstücke eines oberen Molaren und eines Calcaneus, lassen sich morphometrisch der Gattung *Palaeomeryx* zuordnen.

Für eine exakte Bestimmung ist der M^3 ausschlaggebend. Durch den Vergleich mit Fundstücken in den Sammlungen des Stuttgarter Naturkundemuseums (SMNS) und der Universität Tübingen (IGPT) konnte dieser Zahn zweifelsfrei zur Art *Palaeomeryx kaupi* gestellt werden. Sowohl die Maße als auch das Zahnmuster des Egginger M^3 entsprechen weitgehend dem in diesen Sammlungen liegenden Material von *P. kaupi* aus Georgensgmünd (Typuslokalität), Engelswies und Laichingen. Zwei obere Molaren (SMNS 11629) von *P. kaupi* aus dem Randecker Maar sind dagegen etwas größer als der vorliegende Zahn.

Größenmäßig steht der M^3 aus Egg.-Mh. 3 auch *P. kaupi* aus Baigneaux sehr nahe, wie das Längen-/Breitendiagramm von ASTIBIA (1987, Abb. 3) zeigt; *P. kaupi* aus Artenay hat demnach etwas geringere Zahndimensionen.

Ordnung PROBOSCIDEA ILLIGER 1811
Unterordnung Elephantiformes TASSY 1988
Familie Gomphotheriidae HAY 1922

Genus *Gomphotherium* BURMEISTER 1837

Gomphotherium cf. *angustidens* (CUVIER 1817)

Taf. 5, Fig. 9; Taf. 6, Fig. 1; Taf. 7, Fig 1–2

Material und Maße:

Mandibularfragment dext. mit D_4–M_1 (SMNS 46808): D_4 ~59,7x30,2/~37,5 – M_1 >63,0x>36,5 (Keim); D_3-Fragment dext. (SMNS 42948a) –x21,6 (B_v); $I^{sup.}$-Fragment dext. (SMNS 46809) ~72,0 ($Ø_{max}$); D^2 dext. (SMNS 46816) 30,2x20,0 (Keim); D^3 sin. (SMNS 46815) ~40,1x26,8/30,5; P^4 dext. (SMNS 46811) >40,8x>42,2; M^1-Fragment sin. (SMNS 46818) keine Maße; M^3-Fragment sin. (SMNS 46810) keine Maße.

Das zur Proboscidier-Gattung *Gomphotherium* gehörende Zahnmaterial aus Egg.-Mh. 3 besteht vorwiegend aus Bruchstücken von Stoßzähnen und Molaren. Die vollständigsten Reste sind ein großes Fragment eines oberen Stoßzahnes (mit lateralem Schmelzband), zwei obere Milchzähne (D^2, D^3), ein abgerollter oberer Prämolar (P^4) sowie ein rechter Unterkiefer-Ast eines juvenilen Tieres mit D_4 und M_1.

Die Molarenfragmente (u.a. von M^1 und M^3) zeigen den für *Gomphotherium* typischen bunodonten Kronenhabitus. Eine Zugehörigkeit zu den Zygolophodonten kann somit ausgeschlossen werden.

Morphometrisch lassen sich die vorliegenden Fundstücke am ehesten dem Formenkreis der beiden Taxa *G. angustidens* (vgl. GÖHLICH 1998: 27–39 u. Taf. 1) und *G. subtapiroideum* (z.B. aus Sandelzhausen, vgl. SCHMIDT-KITTLER 1972: 84–89 u. Taf. 4–5, und Artesilla, vgl. AZANZA et al. 1993: 119–120 u. Taf. 2) zuordnen. Gültigkeit, Eigenständigkeit und systematischer Rang des Taxons *G. subtapiroideum* sind jedoch umstritten. Es wird häufig zu *G. angustidens* gestellt und als subtapiroide Varietät dieser Art betrachtet (GÖHLICH 1998: 39, 43). So empfiehlt sich die Bestimmung der Egginger Funde als *Gomphotherium* cf. *angustidens*. Nicht zuletzt auch deswegen, weil die Materialbasis so beschränkt ist.

Familie Deinotheriidae Bonaparte 1845

Genus *Deinotherium* Kaup 1829

Die europäischen Deinotheriidae bedürfen dringend einer eingehenden systematischen Revision, die neben einer exakten Definition der gültigen Arten vor allem die Berechtigung des Genus *Prodinotherium* Ehik 1930 zu begründen haben wird. Daher führen wir die Art *bavaricum*, die häufig sub *Prodinotherium* zitiert wird, vorerst weiter unter der Gattungsbezeichnung *Deinotherium*.

Deinotherium bavaricum H. v. Meyer 1831

Taf. 7, Fig. 3–5

Material und Maße:

P_4 dext. (SMNS 46802) 50,9x44,1; M_1-Fragment sin. (SMNS 46804) –x~42,5; M_2 dext. (SMNS 46800) 61,5x54,2/52,2; P^3 dext. (SMNS 42949) 53,5x56,6; P^4 dext. (Coll. Bauer) 45,7x50,0; P^4 dext. (Coll. Mick) 50,0x56,6 (Keim); P^4-Fragment dext. (SMNS 46801) ~48,3x~55,6; M^2-Fragment sin. (SMNS 46803) –x63,4 (B_h).

Die Gattung *Deinotherium* ist in Egg.-Mh. 3 durch eine Form vertreten, welche zahnmorphologisch große Ähnlichkeit mit der im Mittelmiozän Süddeutschlands relativ häufig vorkommenden Art *D. bavaricum* hat (vgl. Klähn 1925: 171–174; Dehm 1949: 16–19; Gräf 1957: 153–163). Neben Fragmenten von Prämolaren und Molaren liegen an vollständigen Zähnen ein P_4, ein M_2 und ein P^3 in der Stuttgarter Sammlung. Darüber hinaus konnten zwei gut erhaltene P^4 aus Egg.-Mh. 3 untersucht werden, die in den Privatsammlungen von W. P. Bauer (Mundingen) und R. Mick (Wullenstetten) aufbewahrt werden.

Da die bisher bekannten *Deinotherium*-Arten einen recht einheitlichen Zahnbau haben, ist die Größe ein entscheidender Faktor für die systematische Zuordnung. Die Längen- und Breitenwerte der Zähne aus Egg.-Mh. 3 liegen alle in dem von Bergounioux & Crouzel (1962, Tab. 5) aufgezeigten Größenbereich von *D. bavaricum* (M_2 und P^4 siehe Abb. 4–5), allerdings in dessen unterem bis mittlerem Bereich, was für eine relativ tiefe stratigraphische Position der Fundstelle spricht. Die Proportionen des P_4 und M_2 aus Eggingen passen auch gut zu den Maßen, die Dehm (1949, Abb. 2) für die Unterkieferbezahnung dieser Art aus Süddeutschland angibt. Durchschnittlich etwas größer als die vorliegenden Fundstücke sind die von Gräf (1957: 153–163) beschriebenen Zähne von *D. bavaricum* aus Bayern und Rheinhessen. Insgesamt zeigen die Maßvergleiche, daß das Egginger Zahnmaterial eindeutig der Art *D. bavaricum* zugeordnet werden kann.

Weiteres Vergleichsmaterial befindet sich in der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums. Die dort aufbewahrten *Deinotherium*-Bezahnungen der Fundstelle Langenau 1 (Kap. 2.6) lassen sich morphometrisch nicht vom Material aus Egg.-Mh. 3 unterscheiden. Daher können auch die Langenauer Deinotherien zur Art *D. bavaricum* gestellt werden (vgl. Heizmann 1984: 38; Zahnmaße siehe Anhang, Tab. 13–20).

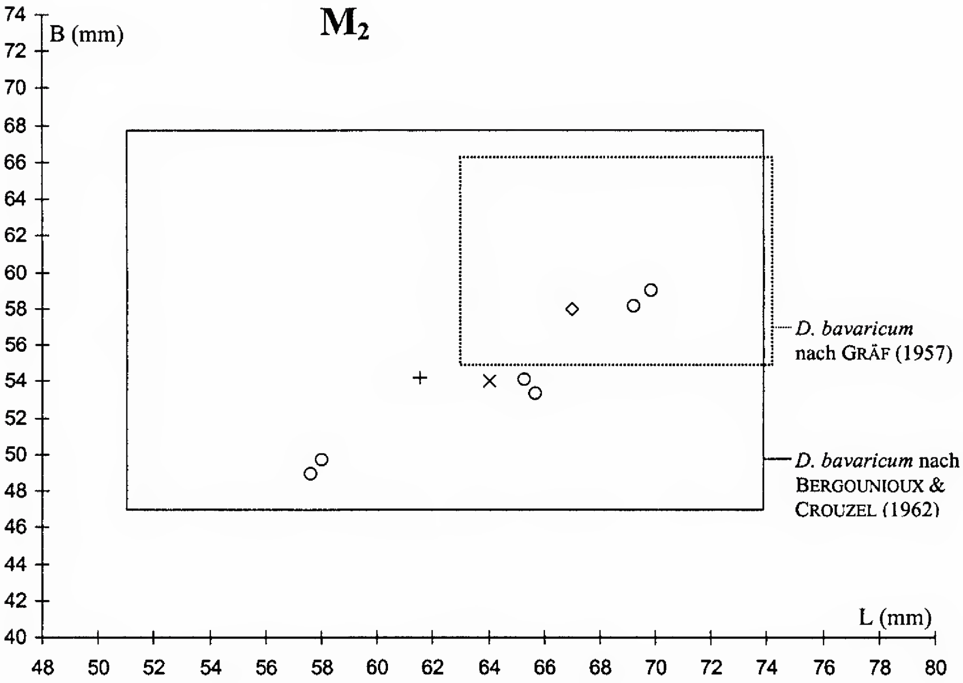


Abb. 4. *Deinotherium bavaricum* – Längen-Breiten-Diagramm der M_2 der Fundstellen Eggingen-Mittelhart 3 (+, n=1) und Langenau 1 (○, n=6). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. bavaricum* nach Gräf (1957: 159; gestrichelte Linie) und Bergounioux & Crouzel (1962: Tab. 5; durchgezogene Linie) sowie ein M_2 aus Reichertshausen a. d. Ilm (◇, s. Dehm 1949: 16) und ein M_2 aus Großgundertshausen (×, s. Dehm 1949: 18) eingezeichnet.

Ordnung SIRENIA Illiger 1811
Unterordnung Trichechiformes Hay 1923
Familie Dugongidae Gray 1821

Genus *Metaxytherium* De Christol 1840

Metaxytherium cf. *medium* (Desmarest 1822)
Taf. 7, Fig. 6–7

Material und Maße:
M^3 dext. (SMNS 46823) 32,5x26,0/20,3; M^3 dext. (SMNS 46930) 27,9x20,8/15,4 (Keim); Humerus-Fragment sin., distales Drittel (SMNS 46964); 3 Vertebrae (SMNS 46965–46967); 35 Costa-Fragmente (SMNS 45386, 46968–46970).

Die miozäne Sirenen-Gattung *Metaxytherium* ist in Egg.-Mh. 3 neben zahlreichen postcranialen Skelettelementen (vor allem Rippen-Bruchstücke) durch zwei obere Molaren (darunter ein Zahnkeim) belegt, die eindeutig als M^3 angesprochen werden können.

Die metrischen Werte der beiden M^3 liegen im Größenbereich der Art *Metaxytherium medium* (vgl. Ginsburg & Janvier 1971: 187). Da sich auch der Bau der vorliegenden Zähne nicht wesentlich von *M. medium* unterscheidet (vgl. Ginsburg

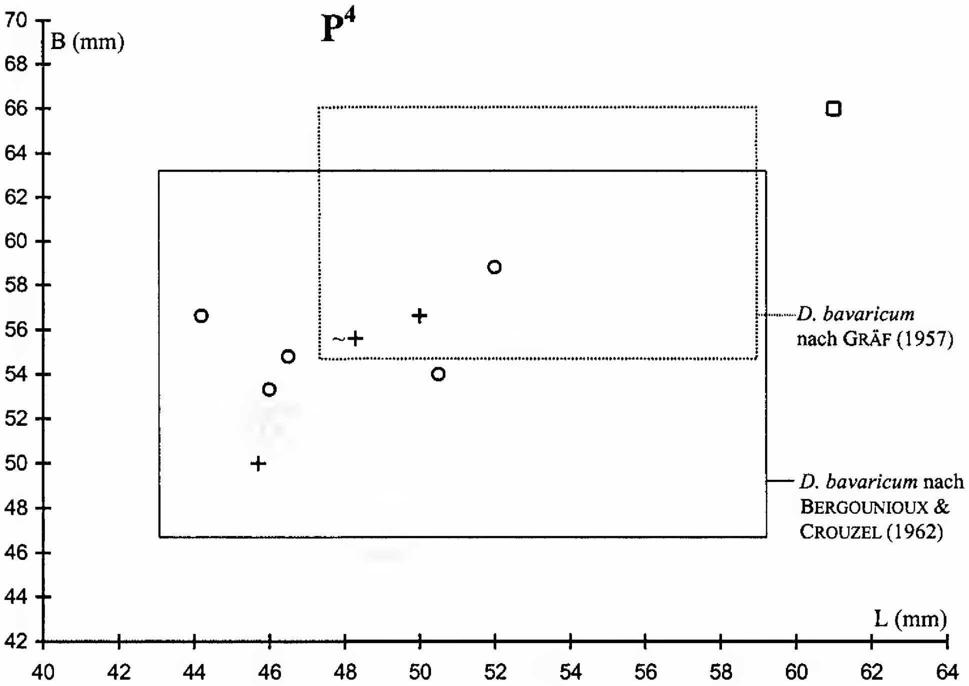


Abb. 5. *Deinotherium bavaricum* – Längen-Breiten-Diagramm der P⁴ der Fundstellen Eggingen-Mittelhart 3 (+, n=3) und Langenau 1 (○, n=5). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. bavaricum* nach GRÄF (1957: 154; gestrichelte Linie) und BERGOUNIOUX & CROUZEL (1962: Tab. 5; durchgezogene Linie) sowie ein P⁴ aus Benningen bei Memmingen (□, s. DEHM 1949: 19) eingezeichnet.

& JANVIER 1971, Abb. 17), wurden sie – zusammen mit den übrigen *Metaxytherium*-Resten – mit Vorbehalt zu dieser Art gestellt.

Ordnung CETACEA BRISSON 1762
Unterordnung Odontoceti FLOWER 1867
Familie Squalodontidae BRANDT 1873

Squalodontidae indet.

Material (Maße siehe PILLERI 1986b, Tab. 16–17, 21):
5 Prämolaren und 4 Molaren (SMNS 42977, 44352, 45384b, 46824, 46931–46933); Bulla tympanica sin. (SMNS 44351); Bulla tympanica dext. (SMNS 46825).

Neun Einzelzähne und zwei Knochenreste von Odontoceten sind zweifelsfrei der Familie Squalodontidae zuzuordnen. Allerdings läßt sich keines dieser Fundstücke näher bestimmen (siehe auch PILLERI 1986b: 18, 23; Taf. 4, Abb. 4, 6 u. Taf. 8, Abb. 1).

Familie Physeteridae GRAY 1821

Genus *Scaldicetus* DU BUS 1867

Scaldicetus sp.

Material:
Einzelzahn (SMNS 45385).

Die Form und Größe des Zahnes spricht für eine Zuordnung zur Gattung *Scaldicetus*. Ähnlichkeiten bestehen sowohl mit den von PROBST (1886, Taf. 3, Abb. 1–2) abgebildeten Zähnen von *Sc.* cf. *grandis* (Bestimmung nach PILLERI 1986b: 12 u. Taf. 24) aus Baltringen als auch mit entsprechenden Funden der Art *Sc. bellunensis* (vgl. PILLERI 1985: 30–31 u. Taf. 31, Abb. A-C) von Belluno. Aufgrund der schlechten Erhaltung des Egginger Fundstückes ist eine artliche Bestimmung nicht möglich.

Physeteridae indet.

Material:
3 Zahnfragmente (SMNS 46828).

Drei abgerollte Zähne aus Egg.-Mh. 3 stimmen mit den von PILLERI (1986a, Taf. 1–3; 1986b, Taf. 1, Abb. 3 u. Taf. 32, Abb. 3) abgebildeten Zähnen der Familie Physeteridae morphometrisch weitgehend überein. Eine genauere systematische Zuordnung ist anhand des vorliegenden Materials nicht möglich.

Überfamilie Delphinoidea FLOWER 1864
Familie Acrodelphidae ABEL 1905

Acrodelphidae indet.

Material und Maße:
Perioticum sin. (SMNS 42978a) 27,2x>16,7 (LxB).

An diesem Perioticum ist das Petrosum beschädigt. Dennoch ist die Übereinstimmung mit den Periotica von Vertretern der Acrodelphidae unübersehbar (vgl. GINSBURG & JANVIER 1971, Abb. 10+12; PILLERI 1986b, Taf. 27, Abb. 3 u. Taf. 30, Abb. 1–2; MUIZON 1988, Abb. 8), so daß die Zugehörigkeit zu dieser Cetaceen-Familie sehr wahrscheinlich ist.

Odontoceti div. indet.

Material:
7 Zahnfragmente (SMNS 42976a+b, 45384a, 46827, 46829); Perioticum-Fragment sin. (SMNS 42978b).

Aus Egg.-Mh. 3 liegen mehrere Fundstücke von Zahnwalen vor, die nicht näher bestimmbar sind. Wegen starker Abrollung und fragmentärer Erhaltung zeigen sie nur wenige morphologische Details. Aufgrund von Habitus und Größe stammen die Reste vermutlich von Vertretern der Familien Physeteridae (SMNS 46827, 46829), Acrodelphidae (SMNS 42976b, 42978b, 45384a) und Platanistidae (42976a).

3.3. Langenau 1

Die Säugerfauna von Langenau 1 umfaßt derzeit 54 Taxa (Kap. 2.6). Gegenüber der von Heizmann et al. (1980: 4) vorgestellten provisorischen Säugetierliste ergaben sich nach gründlicher Überprüfung des im Stuttgarter Naturkundemuseum liegenden Fossilmaterials und unter Berücksichtigung der seither präparierten Fundstücke (die Präparation des Fundkomplexes steht mittlerweile vor dem Abschluß) folgende Änderungen:

a) Kleinsäuger: Aufgrund der inzwischen durchgeführten Schlämm- und Auslesearbeiten konnte die Liste der Kleinsäuger wesentlich erweitert werden. Nachgewiesen sind nun 31 Taxa. Auf die stratigraphisch bedeutsamen Formen wird in Kapitel 4.2.3 (Biostratigraphie) näher eingegangen.

b) Großsäuger:	in vorliegender Arbeit	Heizmann et al. (1980)
	Plesiaceratherium lumiarense	*Aceratherium* sp.
	Prosantorhinus douvillei	*Prosantorhinus* sp.
	cf. *Brachypotherium brachypus*	*Brachypotherium* sp.
	Cainotherium cf. *bavaricum*	*Cainotherium* sp.
	Lagomeryx ruetimeyeri	–
	Dorcatherium cf. *naui*	*Dorcatherium crassum*

Die oben aufgeführten Änderungen gegenüber den früheren Bestimmungen werden im nachfolgenden systematischen Abschnitt näher erläutert. Für die betroffenen Großsäugertaxa sind Materiallisten und Objektmaße beigefügt.

Ordnung PERISSODACTYLA Owen 1848
Familie Rhinocerotidae Owen 1845
Unterfamilie Aceratheriinae Dollo 1885
Tribus Aceratheriini Dollo 1885

Genus *Plesiaceratherium* Young 1937

Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg 1983)

Material und Maße (siehe auch Anhang, Tab. 7–9):
Schädel mit P^2–M^3 sin. und P^2, M^2–M^3 dext. (SMNS 44392): LP^2–M^3 sin. ~206; Schädel mit P^1–M^3 sin. und P^1–M^3 dext. sowie Mandibel mit I_2, P_2–M_3 sin. und P_2–M_3 dext. (SMNS 44498); Schädel mit P^3–M^3 sin. und P^4–M^3 dext. (SMNS 45583); Mandibel mit I_1, I_2, P_2–M_3 sin. und I_1, I_2, P_2–M_3 dext. (SMNS 40685): LP_2–M_3 sin. 235, LP_2–M_3 dext. 238; Astragalus sin. (SMNS 41377) 71,9x84,7 (LxB); Astragalus sin. (SMNS 41378) 68,2x81,5; Astragalus dext. (SMNS 41380) 82,0x87,7.

Ein Vertreter der hornlosen Gattung *Plesiaceratherium* ist belegt durch drei gut erhaltene Oberschädel, zwei nahezu vollständige Unterkiefer sowie zahlreiche weitere Zahn- und Knochenelemente. Die Schädel von *Plesiaceratherium* sind relativ schmal und gestreckt mit langen, von anterior nach posterior kaum gewölbten Nasalia sowie flachem bis schwach konkavem Stirnbereich. Für die Prämolaren und Molaren von *Plesiaceratherium* sind folgende Zahnmerkmale charakteristisch: $P^{sup.}$ mit zartem Crochet, flacher Parastylfurche und häufig mit lingualer Brücke zwischen Proto- und Hypoconus; $M^{sup.}$ mit kurzem Crochet und nahezu durchgehendem Innencingulum; M^3 mit kräftigem posteriorem Cingulum; $P_{inf.}$ und $M_{inf.}$ mit runzeliger Labialwand sowie mit hoch über die Kronenbasis reichendem Cingulum.

Für die beiden Arten *Pl. fahlbuschi* und *Pl. platyodon* sind die Dimensionen der vorliegenden Bezahnungen zu groß. Die Typusstücke von *Pl. fahlbuschi* aus Sandelzhausen und von *Pl. platyodon* aus Pont du Manne (Frankreich) weisen insgesamt deutlich geringere Zahnmaße auf als das entsprechende Fundmaterial aus Langenau (vgl. Defa & Heissig 1986, Tab. 3–4). Unterschiede im Zahnbau zeigen sich vor allem beim Vergleich mit *Pl. patyodon*. Gegenüber dieser Art haben die $P^{3/4}$ aus Lang. 1 eine nur schwach gerundete Lingualseite und einen stärker entwickelten Hypoconus. Außerdem ist das Crochet an den $M^{sup.}$ aus Lang. 1 kräftiger ausgebildet als bei *Pl. platyodon*.

Die Bezahnungen von Lang. 1 sind identisch mit denen der von Antunes & Ginsburg (1983: 28–30) aufgestellten Art *Plesiaceratherium lumiarense*. Gegenüber dem Holotypus dieser Art, einem Maxillarfragment mit P^1-M^3 dext. aus Quinta das Pedreiras (Portugal), zeigen sich morphometrisch keine wesentlichen Abweichungen. Darüber hinaus paßt das vorliegende Zahn- und Knochenmaterial auch gut zu den von Ginsburg & Bulot (1984: 354–356 u. Taf. 1–2) beschriebenen und abgebildeten Fundstücken von *Pl. lumiarense* aus Bézian (Frankreich).

Tribus Teleoceratini Hay 1902

Genus *Prosantorhinus* Heissig 1974

Prosantorhinus douvillei (Osborn 1900)

Material und Maße (siehe auch Anhang, Tab. 10–12):

Schädel mit P^1–M^3 sin. und P^1–M^3 dext. (SMNS 40787): LP^1–M^3 sin. ~209, LP^1–M^3 dext. 211; Schädel mit P^1–M^3 sin. und P^1–M^1, M^3 dext. sowie Mandibel mit P_2–M_3 sin. und P_2–M_3 dext. (SMNS 41575); Schädel mit P^1–M^3 sin. und P^1–M^3 dext. (SMNS 45582): LP^1–M^3 sin. 191, LP^1–M^3 dext. ~200; Schädel mit P^2–M^3 sin. und P^1–M^3 dext. (SMNS 46974): LP^2–M^3 sin. 203, LP^1–M^3 dext. 214; Mandibel mit I_1, I_2, P_2–M_3 sin. und I_1, I_2, P_2–M_3 dext. (SMNS 42593): LP_2–M_3 sin. 208, LP_2–M_3 dext. 205; Mandibel mit I_1, I_2, P_2–M_3 sin. und I_1, I_2, P_2–M_3 dext. (SMNS 42792): LP_2–M_3 sin. 206, LP_2–M_3 dext. 197; Mandibel mit I_2, P_2–M_3 sin. und I_2, P_2–M_3 dext. (SMNS 42793): LP_2–M_3 sin. 209, LP_2–M_3 dext. 205; Mandibel mit P_2–M_3 sin. und I_1, I_2, P_2–M_3 dext. (SMNS 46975): LP_2–M_3 sin. 215, LP_2–M_3 dext. 204; Astragalus dext. (SMNS 40905) 56,0x75,6 (LxB); Astragalus dext. (SMNS 40906) 57,8x73,9; Astragalus sin. (SMNS 41376) 52,8x73,8; Astragalus sin. (SMNS 41615) 57,5x76,5.

Zahlreiche Rhinocerotiden-Belege (vollständige Oberschädel, Mandibeln, Einzelzähne und postcraniale Skelettelemente) aus den drei Fundhorizonten von Lang. 1 gehören zur Gattung *Prosantorhinus*. Charakteristisch für diese Gattung sind der Schädelbau mit verkürzten Nasalia und starker Krümmung des Stirnprofils sowie die relativ kurzen Extremitätenknochen. Typische Zahnmerkmale sind die schwache Einknickung des Metaconus und die meist fehlende Crista an den $M^{sup.}$, das reduzierte posteriore Cingulum am M^3, das markante Crochet sowie die deutlichen Protoconus- bzw. Hypoconusfurchen an den $P^{sup.}$, der verkürzte Protoloph am P^2, das reduzierte Paraconid am P_2 und die markante Anwachsstreifung der Zahnkronen.

Nach den Maßen der Bezahnungen bzw. der Astragali wird das Langenauer Material zur Art *Pr. douvillei* gestellt. Sehr gute morphometrische Übereinstimmung zeigt sich mit den Fundstücken von *Pr. douvillei* aus Beaugency (Typuslokalität), Baigneaux und Lissabon (Cerdeño 1996).

Gegenüber *Pr. germanicus*, einer im Mittelmiozän Süddeutschlands relativ häufigen Art, ist *Pr. douvillei* etwas großwüchsiger. Im Vergleich mit dem Holotypus von *Pr. germanicus* aus Georgensgmünd sowie mit dem Material von *Pr. germanicus* aus Sandelzhausen (Heissig 1972, Tab. 2; Cerdeño 1996, Tab. 2–3) haben die Bezahnungen aus Lang. 1 deutlich höhere Längen-/Breitenwerte. Dementsprechend sind auch die Zahnreihen (P^2–M^3, P_2–M_3,) bei den Schädeln und Unterkiefern aus Lang. 1 alle deutlich länger als beim Typus von *Pr. germanicus* aus Georgensgmünd.

Prosantorhinus douvillei war bisher hauptsächlich bekannt von Lokalitäten in Frankreich, Portugal und Spanien (vgl. Cerdeño 1996, Heissig 1999b). In Ostbayern ist diese Art an der Fundstelle Rauscheröd bei Passau belegt (Rössner 1995: 92). Mit dem Vorkommen in der Fauna Lang. 1 (und Egg.-Mh. 3, siehe Kap. 3.2) konnte *P. douvillei* nun erstmals auch in Südwestdeutschland nachgewiesen werden.

Genus *Brachypotherium* Roger 1904

cf. *Brachypotherium brachypus* (Lartet 1837)

Material und Maße:
M^3-Fragment sin. (SMNS 41287) ~60,0x~66,1.

Das vorliegende Fundstück aus der „Gelben Schicht" von Lang. 1, ein fragmentärer und stark abgekauter M^3, stammt von einem großwüchsigen Rhinocerotiden. Anhand seiner Maße kann der M^3 in die Nähe von *B. brachypus* gestellt werden. Die Längen-/Breitenwerte stimmen gut überein mit entsprechenden Zähnen von *B. brachypus* aus Steinheim a. A. (z.B. SMNS 4852 u. 6314). Erhaltungsbedingt zeigt die Zahnkrone nur wenige morphologische Details. Auf der Innenseite des Ectolophs ist zwischen den Querjochen ein deutlicher Sporn, die Crista, ausgebildet. An der posterioren Zahnwand ist ein Cingulum erkennbar, das relativ weit nach labial reicht.

Der Einzelzahn paßt zwar morphometrisch zu *Brachypotherium brachypus*, wegen seiner starken Beschädigung ist jedoch keine sichere Bestimmung möglich.

Ordnung ARTIODACTYLA Owen 1848

Familie Cainotheriidae Camp & Vanderhoof 1940

Genus *Cainotherium* Bravard 1828

Cainotherium cf. *bavaricum* Berger 1959

Material und Maße:
P_3 dext. (SMNS 43446) 4,1x~2,0; $P^{3/4}$-Fragment dext. (SMNS 43147) ~3,0x–.

Zwei Einzelzähne, beide aus der „Gelben Schicht" von Lang. 1, lassen sich der Gattung *Cainotherium* zuordnen. Auf das abgerollte $P^{3/4}$-Fragment wird hier nicht näher eingegangen, da es für eine spezifische Bestimmung zu schlecht erhalten ist (vgl. Heizmann 1983: 816–817).

An dem unteren Prämolar ist der linguale und posteriore Zahnrand teilweise beschädigt. Der Zahn läßt sich dennoch eindeutig als P_3 identifizieren: zweiwurzelig, spitzovaler Kronenumriß, geringe Abknickung des Vorderlobus, Quergrate bzw. Lingualhügel sind nicht ausgebildet, also liegt kein $D_{inf.}$ vor. Die Morphologie des P_3 paßt gut zu *C. bavaricum* aus Wintershof-West (Typuslokalität; vgl. Berger 1959: 40; Heizmann 1983, Abb. 4b). Ein im posterioren Zahnabschnitt vom Längsgrat nach lingual abzweigender Sporn, wie er bei Cainotherien aus dem Agenium und auch bei *C. miocaenicum* vorkommt, ist nicht vorhanden.

Innerhalb der durch zunehmende Verkürzung des Vordergebisses charakterisierten Entwicklungsreihe von *C. bavaricum* bis *C. huerzeleri* stimmt die Länge des vorliegenden P_3 mit keiner der beiden Arten überein. Die metrischen Werte liegen etwas oberhalb des Größenbereiches von *C. bavaricum* (vgl. Berger 1959, Tab. 4; Heizmann 1983, Abb. 5) und passen besser zu der in Frankreich, Spanien und Portugal nachgewiesenen Art *C. miocaenicum* (vgl. Crusafont et al. 1955: 180; Ginsburg & Bulot 1987, Tab. 1). Die P_3 von *C. laticurvatum* sind durchschnittlich deutlich länger als der vorliegende Zahn (vgl. Ginsburg et al. 1985, Abb. 1, Tab. 1).

Mit seinen Dimensionen reicht der P_3 aus Lang. 1 in den Größenbereich von *C. miocaenicum*. Das Fehlen eines hinteren Quergrates an diesem Zahn spricht aber ebenso gegen die Zuordnung zu *C. miocaenicum* wie die Tatsache, daß diese Art bisher an keiner mitteleuropäischen Fundstelle nachgewiesen ist. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Langenauer Fundstücke von einer relativ großwüchsigen, *C. bavaricum* nahestehenden *Cainotherium*-Form stammen. Deshalb wurden die beiden Einzelzähne als *Cainotherium* cf. *bavaricum* bestimmt.

Überfamilie Cervoidea Simpson 1931
Familie Lagomerycidae Pilgrim 1941

Genus *Lagomeryx* Roger 1904

Lagomeryx ruetimeyeri Thenius 1948

Material und Maße:

Mandibularfragment dext. mit P_2–M_3 (SMNS 45787): LP_2–M_3 48,7 – P_2 6,3x2,8 – P_3 7,3x3,5 – P_4 7,9x4,0 – M_1 8,7x4,9 – M_2 9,0x5,5 – M_3 12,4x5,3; Maxillarfragment sin. mit P^2–M^3 (SMNS 46942): LP^2–M^3 42,9 – P^2 7,4x5,0 – P^3 7,4x6,2 – P^4 6,3x7,5 – M^1 7,6x8,6 – M^2 8,2x9,7 – M^3 8,8x9,7.

Unter den Ruminantiern von Lang. 1 ist ein Lagomerycide durch zwei bezahnte Kieferreste belegt, ein Mandibelfragment aus der „Schwarzen Schicht“ und ein Maxillarfragment aus der „Gelben Schicht“.

Die P_2–P_4 haben einen annähernd länglich-ovalen Umriß, eine schwach konvexe Labialwand und schräg nach posterolingual gerichtete Transversalgrate. Am P_2 ist das posteriore Tal halb geschlossen, an den P_3 und P_4 ist es nahezu vollständig geschlossen. Der P_3 besitzt ein schwaches, der P_4 ein kräftiges Metaconid. Die unteren Molaren haben eine cervoide Morphologie mit der Palaeomeryxfalte am Hinterabhang des Protoconids, deutlichem Exostylid und Metastylid sowie anterolabialem Cingulid. Der dritte Lobus ist am M_3 vollständig ausgebildet. Alle Unterkieferzähne weisen schwache Schmelzrunzelung auf.

Die relativ stark abgekauten P^2 und P^3 haben einen dreieckig-gerundeten Umriß. Die labiale Säule des Paraconus ist kräftig, aber schlank. Der P^4 ist deutlich kürzer als der P^2 bzw. P^3 und besitzt, wie diese Zähne, eine markante Paraconus-Säule. Die oberen Molaren zeigen ebenfalls den cervoiden Bauplan: vier Grundhöcker (brachyodont-selenodonte Morphologie) mit kräftigen Styli bzw. Säulen der labialen Zahnwand, linguales Cingulum und Entostyl, deutliche Neocrista (vgl. Rössner 1998: 181).

Für die spezifische Zuordnung zu *Lagomeryx ruetimeyeri* waren die Zahnmaße ausschlaggebend. Morphometrische Übereinstimmung zeigte sich insbesondere beim Vergleich mit dem Originalmaterial von *L. ruetimeyeri* aus Landestrost bei Günzburg (z.B. BSP 1881 IX 58+1854). Darüber hinaus passen die vorliegenden Fundstücke auch gut zum Material von *L. ruetimeyeri* aus Göriach (Hofmann 1893, Taf. 12+13) und aus dem Lignit-Tagebau Oberdorf (Rössner 1998: 178–182).

Familie Tragulidae Milne-Edwards 1864

Genus *Dorcatherium* Kaup 1834

Dorcatherium cf. *naui* Kaup 1834

Material und Maße:

Maxillarfragment dext. mit M^2–M^3 (SMNS 40700): M^2 ~11,6x14,3/13,1 – M^3 ~12,7x14,5/12,9; $M^{1/2}$-Fragment sin. (SMNS 40701) >11,5x–; Tibia sin. (SMNS 45595); Tibia dext. (SMNS 41236); proximales Metacarpalfragment (SMNS 41242).

Drei obere Molaren aus der „Schwarzen Schicht“ und drei Knochenreste aus der „Gelben Schicht“ dokumentieren das Vorkommen einer mittelgroßen *Dorcatherium*-Art in der Fauna Lang. 1. Die nähere Bestimmung erfolgte anhand der oberen Molaren.

Die $M^{sup.}$ sind stark abgekaut; aufgrund des Abkauungsgrades gehören sie wahrscheinlich zu einem Individuum. Sie weisen bunoselenodonte Labialhöcker und ein markantes Mesostyl auf. Kennzeichnend für *Dorcatherium* ist auch das kräftige Innencingulum am Protoconus, das sich bis zur Basis des Hypoconus erstreckt.

Innerhalb der Gattung *Dorcatherium* ist die Morphologie der $M^{sup.}$ recht einheitlich gestaltet und liefert daher keine Kriterien für die genaue Bestimmung. Artspezifisch sind in diesem Fall nur die metrischen Werte der Zähne. Nach Größenvergleichen mit Originalmaterial des Stuttgarter Museums sowie mit Fahlbusch (1985, Abb. 1) und Ginsburg & Bulot (1987, Tab. 2) liegt wohl am ehesten *D. naui* (Synonym: *D. crassum*) vor. Gegenüber *D. naui* sind die $M^{sup.}$ von *D. vindobonense* durchschnittlich nur geringfügig größer, so daß diese Art nicht völlig ausgeschlossen werden kann. Deswegen wurde die Bestimmung als *Dorcatherium* cf. *naui* gewählt.

4. Biostratigraphischer Teil

4.1. Allgemeines

Für die Alterseinstufung der untersuchten Fundstellen finden die von Mein (1975) definierten Säugetierzonen („zones de mammifères“) Anwendung. Sie sind derzeit das verläßlichste Mittel zur biostratigraphischen Feingliederung des kontinentalen Miozäns in Europa. Die Zonierung basiert auf Faunen von Referenzlokalitäten. Aufgrund der Evolutionsniveaus („stage in evolution“) der überlieferten Säugetiere, deren stratigraphisches Erst- und Letztauftreten („first and last record“) sowie der Zusammensetzung der Säugerfaunen („mammalian associations“) werden die „Zonen“ in eine chronologische Abfolge gebracht. Die Säugetierzonen stellen keine „echten“ Biozonen im Sinne von Hedberg (1976) dar; Fahlbusch (1981) verwendet den Begriff MN-Einheiten („mammal units“). Zur Methodik und Problematik der Säugerzonierung sowie zur Einhängung in das geochronologische System siehe u.a. Aguilar et al. (1997), de Bruijn et al. (1992), Fahlbusch (1976 u. 1991), Guérin (1989), Mein (1989 u. 1999), Steininger (1999), Steininger et al. (1996).

4.2. Säugerstratigraphische Einstufung der wichtigsten Fundstellen

Die Alterseinstufung der Fundstellen erfolgte durch Auswertung der stratigraphischen Reichweiten der nachgewiesenen Säugetierformen aus der Literatur und durch eigene Recherchen (Abb. 6–7). Zusätzlich lieferte auch das Entwicklungsniveau einiger Faunenelemente im Vergleich zu anderen, bereits datierten Populationen wertvolle biostratigraphische Informationen.

4.2.1. Eggingen-Mittelhart 3

Steneofiber depereti ist stratigraphisch ein ausgesprochener Durchläufer und kommt europaweit von MN 3 (Les Beilleaux) bis MN 9 (Valles Santiga) vor. Einer der von GINSBURG (1971) vorgeschlagenen stratigraphischen Unterarten von *St. depereti* wurde das Egginger Castoriden-Material nicht zugeordnet (siehe Kap. 3.2), wenngleich es metrisch am ehesten zur Unterart *St. dep. carnutense* (MN 4 bis MN 5; HUGUENEY 1999, Tab. 28.1) passen würde. Biostratigraphisch ist *St. depereti* aus Egg.-Mh. 3 daher nur von untergeordneter Bedeutung.

Der Typus des Creodontiers *Hyainailouros sulzeri* stammt von der Fundstelle Veltheim bei Winterthur (MN 5/6). Die stratigraphische Reichweite dieser nur aus West- und Mitteleuropa bekannten Art ist aufgrund der wenigen Fundbelege noch unzureichend geklärt. Nach GINSBURG (1999a, Tab. 9.1) kommt sie an europäischen Fundstellen von MN 4a (Artenay, Artesilla) bis MN 7+8 (La Grive-Saint-Alban) vor. In Süddeutschland ist *H. sulzeri* bisher in Faunen nachgewiesen, welche in die Zonen MN 4b bis MN 5 einzuordnen sind (z. B. Oggenhausen).

Cynelos helbingi, ein mittelgroßer Amphicyonide, ist in Süddeutschland ebenfalls nur von wenigen Lokalitäten bekannt, von denen die Spaltenfüllung Wintershof-West (DEHM 1950) weitaus die meisten Fundstücke geliefert hat. Das stratigraphische Vorkommen dieser Art reicht von MN 2b (Selles-sur-Cher) bis MN 4b (Buñol, Erkertshofen 2). Die in Egg.-Mh. 3 nachgewiesene *Cynelos*-Form stimmt zwar morphometrisch weitgehend mit *C. helbingi* von der Typuslokalität Wintershof-West (MN 3) überein, doch läßt sich die durchschnittlich etwas kleinere Art *C. lemanensis* (z. B. Fundstelle Saint-Gérand-le-Puy, MN 2a) nicht völlig ausschließen. Aus diesem Grund muß für die Egginger *Cynelos*-Belege auch eine Aufarbeitung aus Sedimenten der USM in Betracht gezogen werden.

Eine weitere, deutlich größere Amphicyoniden-Form aus Egg.-Mh. 3 steht der Art *Amphicyon major* (Typuslokalität: Sansan, MN 6) sehr nahe. Das Vorkommen von *A. major* bedeutet MN 4 als Untergrenze und MN 7+8 als Obergrenze für die biostratigraphische Einordnung (GINSBURG 1999b: 116).

Die ältesten Nachweise des Feliden *Pseudaelurus lorteti* stammen ebenfalls aus MN 4-Faunen (Artenay, Montréal-du-Gers). *Ps. lorteti* kommt stratigraphisch bis zur Zone MN 9 (Los Valles de Fuentidueña, Nordspanien) vor; die Typuslokalität ist La Grive-Saint-Alban (MN 7/8). Im süddeutschen Raum ist diese Art zum Beispiel von der Lokalität Steinheim a. A. (MN 7) bekannt. Für eine enge Alterseingrenzung ist *Ps.* cf. *lorteti* aus Egg.-Mh. 3 nicht geeignet.

Insgesamt decken die vier in Eggingen nachgewiesenen Rhinocerotiden-Taxa die Zonen MN 3 bis MN 5 ab. Reste von *Plesiaceratherium lumiarense* wurden an Fundstellen geborgen, die den Zonen MN 4 bis MN 5 zugeordnet werden (DURANTHON et al. 1999, GINSBURG 2000). Unter den Rhinocerotiden kommen in Eggingen zwei Formen vor, deren Bezahnungen zum einen mit *Pr. douvillei* und zum anderen mit *Pr. germanicus* gut übereinstimmen. Beide Arten erscheinen erstmals in Faunen der Zone MN 4b und sind biostratigraphisch sicher bis MN 5 nachgewiesen (HEISSIG 1999b: 182). Das Vorkommen von zwei *Prosantorhinus*-Arten in der Fauna Egg.-Mh. 3 ist ein weiterer Hinweis darauf, daß an der Fundstelle Aufarbeitungs-

und Umlagerungsprozesse eine Rolle gespielt haben. Ein altertümliches Faunenelement ist *Diaceratherium aurelianense*, aufgrund dessen die Fauna in den stratigraphischen Bereich von MN 3 (Neuville-aux-Bois) bis MN 4a (Artenay) eingestuft werden kann. Im jüngeren Abschnitt der Zone MN 4 wird *D. aurelianense* durch *Brachypotherium brachypus* ersetzt.

Paratapirus intermedius ist insbesondere an Fundorten nachgewiesen, die der Säugerzone MN 2 zugeordnet werden (z.B. Selles-sur-Cher, Budenheim). Darüber hinaus fanden sich Belege von *P. intermedius* nahestehenden Tapirformen auch an mehreren Lokalitäten der OMM (in Süddeutschland u.a. Baltringen, Öllingen, Ursendorf). Diese Fundstellen werden in den Altersbereich MN 3 bis MN 4a eingestuft. CERDEÑO & GINSBURG (1988: 72, 88) gehen davon aus, daß die Tapirreste der OMM aus älteren, präorleanischen Sedimenten aufgearbeitet wurden (siehe dagegen HEIZMANN 1983: 821). Mit dem Vorkommen von *Paratapirus* in Egg.-Mh. 3 stellt sich folglich erneut die Frage, ob es sich um ein autochthones oder aufgearbeitetes Faunenelement handelt. Hierzu lassen die Egginger *Paratapirus*-Funde allerdings keine konkreten Aussagen zu.

Der Anthracotheriide *Elomeryx borbonicus* ist überliefert in Faunen von MP 26 bis MN 1 (HELLMUND 1991b: 88), der Suide *Hyotherium meissneri* nur an Fundstellen des Ageniums (MN 1 bis MN 2, HELLMUND 1991a: 36). Stratigraphisch reichen beide Arten nicht bis ins Orleanium hinein. Sie stellen deswegen eindeutig aufgearbeitete und umgelagerte Faunenbestandteile dar.

Aureliachoerus aurelianensis, ein kleinwüchsiger Suide, hat sein Erstauftreten in der Zone MN 2b (Selles-sur-Cher) und reicht stratigraphisch bis MN 5 (Beaugency-Tavers, Faluns d'Anjou). Die Typuslokalität dieser Art ist Brüttelen in der Schweiz (MN 3). Für die genaue Alterseinstufung von Egg.-Mh. 3 hat *A. aurelianensis* keine große Bedeutung.

Der älteste Nachweis von *Hyotherium soemmeringi* stammt aus dem jüngeren Teil der Zone MN 3 (Chilleurs-aux-Bois). Als unmittelbarer Vorfahr von *H. soemmeringi* ist die bereits oben erwähnte Art *H. meissneri* anzusehen (HELLMUND 1991a: 31). Stratigraphisch vermittelnde Funde aus dem älteren Teil der Zone 3 liegen bislang nicht vor. Infolge der klimatischen Veränderung wird *H. soemmeringi* im frühen Astaracium (MN 6) allmählich von den spezialisierteren Suiden *Listriodon splendens* und *Conohyus simorrensis* verdrängt (vgl. HÜNERMANN 1983: 757).

Bunolistriodon latidens und *Amphimoschus pontileviensis* sind relativ kurzlebige Artiodactyla. Nachgewiesen wurden sie an europäischen Fundstellen des Altersbereiches MN 4 bis MN 5 (vgl. AZANZA et al. 1993: 125; v. D. MADE 1990: 86; FORTELIUS et al. 1996: 353 u. Abb.28.9; GENTRY et al. 1999: 240). Von den beiden Arten ist *A. pontileviensis* erst ab dem jüngeren Abschnitt der Zone MN 4 belegt.

Der Ruminantier *Ligeromeryx praestans* stellt wiederum ein altertümliches Faunenelement dar, da sich sein Vorkommen bisher ausschließlich auf die Zone MN 3 (z.B. Chitenay, Pontigné) beschränkt. Für die beiden zu dieser Art gestellten Geweihpedikel aus Egg.-Mh. 3 ist eine Aufarbeitung aus Sedimenten der OMM nicht auszuschließen, so daß sie für stratigraphische Zwecke nur wenig aussagekräftig sind.

Wie der oben erwähnte Suide *Hyotherium soemmeringi*, so taucht auch *Procervulus dichotomus* erstmals im jüngeren Teil der Zone MN 3 auf (RÖSSNER 1995: 91). Das stratigraphische Vorkommen dieser Cerviden-Art reicht nicht über MN 5 (Pontlevoy-Thenay) hinaus. Etwa ab dem mittleren Bereich der Zone MN 5 wird *P.*

dichotomus durch *Heteroprox larteti* ersetzt, welcher als direkter Nachfahre von *P. dichotomus* gilt.

Im west- und mitteleuropäischen Raum kommen Vertreter der Gattung *Dorcatherium* ab MN 4b vor (Fahlbusch 1985, Abb. 2). Die Fauna Egg.-Mh. 3 enthält drei Formen unterschiedlicher Größe: *Dorcatherium vindobonense*, *Dorcatherium naui* und cf. *Dorcatherium guntianum*. Die beiden Arten *D. vindobonense* und *D. guntianum* reichen stratigraphisch bis zur Zone MN 6, *D. naui* sogar bis MN 10 (Gentry et al. 1999: 229 u. Tab. 23.1). Daher können anhand dieser im Zahn- und Skelettbau sehr konservativen Arten keine feinstratigraphischen Aussagen gemacht werden.

Die ältesten Nachweise von *Palaeomeryx kaupi* stammen aus der Säugerzone MN 3 (Neuville, Frankreich). In Süddeutschland ist diese Art vor allem an Fundstellen belegt, die zur Säugerzone MN 5 gestellt werden (u. a. Engelswies, Randecker Maar). Das stratigraphische Vorkommen von *P. kaupi* über die Zone MN 5 hinaus ist ungewiß, da die genaue Alterseinstufung der Typuslokalität Georgensgmünd noch nicht eindeutig geklärt ist. Bisher wurde diese Fundstelle der Zone MN 6 zugeordnet (vgl. Gentry et al. 1999, Tab. 23.1), es liegen aber Indizien für eine Einordnung in MN 5 vor (Heizmann, im Druck).

Die nachgewiesenen Proboscidier *Gomphotherium angustidens* (Typuslokalität: Simorre, MN 7) und *Deinotherium bavaricum* (Typuslokalität: ?Georgensgmünd, MN 5/6) haben eine große stratigraphische Reichweite von MN 4 bis MN 9. Die metrischen Werte der Egginger *Deinotherium*-Zähne liegen im unteren bis mittleren Größenbereich von *D. bavaricum*, wie der Vergleich mit den von Gräf (1957: 154–159) sowie von Bergounioux & Crouzel (1962, Tab. 5) angegebenen Längen-/Breitenmaßen zeigt (siehe Abb. 4–5). Gegenüber den Bezahnungen von *D. bavaricum* süddeutscher Fundstellen (Dehm 1949: 16–19 u. Abb. 2), welche den Altersbereich von MN 4b bis MN 5 abdecken, haben die Fundstücke aus Eggingen teilweise etwas geringere Maße. Hiermit liegt ein Indiz für die Einstufung der Fauna in die Säugerzone MN 4 vor.

Die an der Fundstelle Egg.-Mh. 3 überlieferten marinen Säugetiere wurden zur Altersdatierung nicht mitberücksichtigt, da eine Aufarbeitung aus der OMM – zumindest für einen Teil der Belege – nicht ausgeschlossen werden kann und darüber hinaus nur ein Taxon (*Metaxytherium* cf. *medium*) eine nähere Bestimmung zuließ.

Vergleicht man die stratigraphischen Reichweiten der 24 in Abb. 6 aufgeführten Landsäugertaxa, so zeigt sich, daß das Maximum mit 21 Arten in der Zone MN 4 liegt. Mit 18 Arten kommt in MN 5 eine etwas geringere Anzahl an Faunenelementen vor. Deutlich weniger Säugertaxa sind in den Zonen MN 3 und MN 6 repräsentiert. Typische Großsäuger der Zone MN 3 sind *Cynelos helbingi*, *Diaceratherium aurelianense* und *Ligeromeryx praestans*. Stratigraphisch reichen die beiden erstgenannten Arten bis in die Zone MN 4 hinein. Eine altertümliche Art ist auch *Paratapirus intermedius*, welche hauptsächlich aus MN 2-Faunen bekannt ist. Für die Egginger *Paratapirus*-Reste ist – wie bereits erwähnt – eine Aufarbeitung aus der USM nicht auszuschließen. Eindeutig aus der USM aufgearbeitete Faunenbestandteile sind *Elomeryx borbonicus* und *Hyotherium* cf. *meissneri*. Die Fauna Egg.-Mh. 3 enthält auch relativ fortschrittliche Elemente. Drei Säugetierarten (*Prosantorhinus douvillei*, *Prosantorhinus germanicus*, *Amphimoschus pontileviensis*) sind in Europa erst ab MN 4b nachgewiesen und reichen stratigraphisch bis zum Übergangsbereich MN 5/6. Bezüglich der süddeutschen Molasse trifft dies für sechs weitere Arten zu

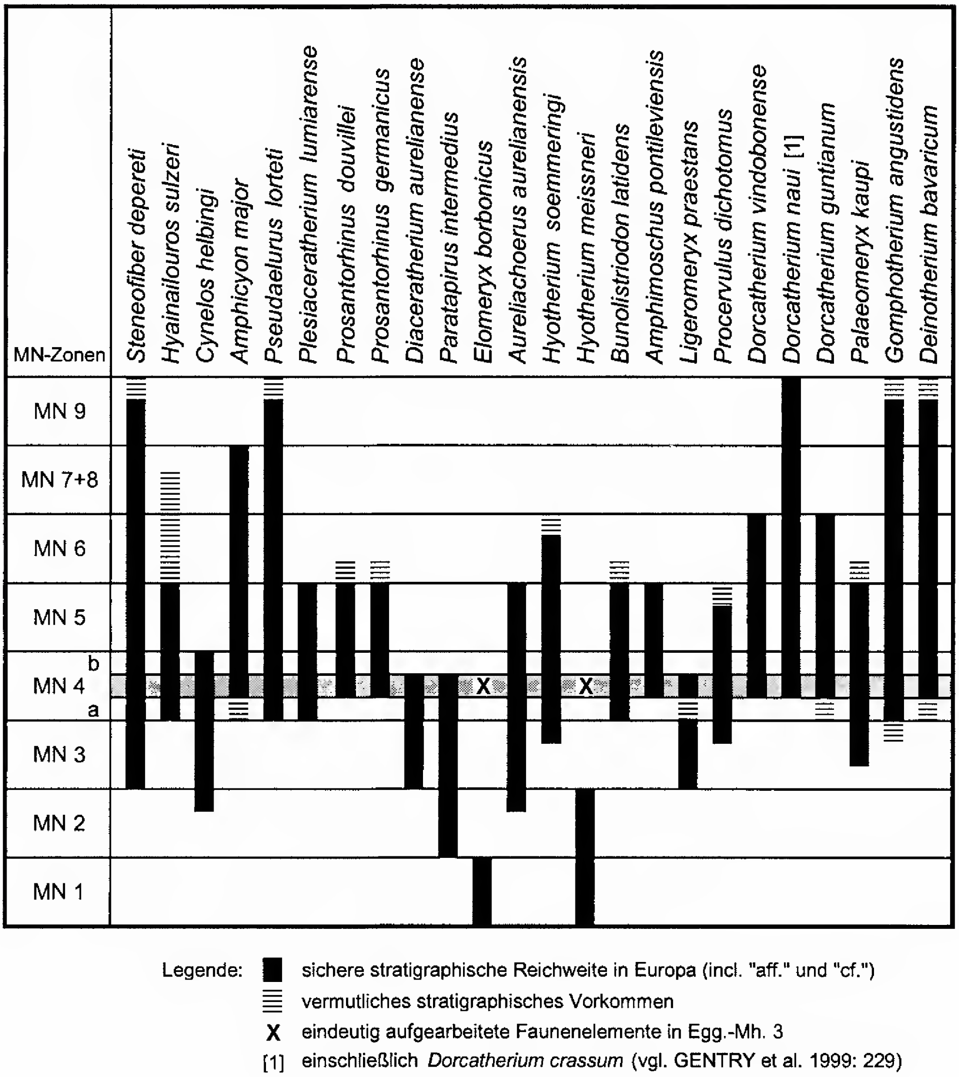


Abb. 6. Stratigraphische Verbreitung der an der Fundstelle Eggingen-Mittelhart 3 nachgewiesenen Landsäugetier-Arten innerhalb der Säugereinheiten des europäischen Miozäns.
Gerastert: stratigraphische Position der Fundstelle aufgrund der untersuchten Säugetier-Belege. Abkürzung: MN = Mammifères Néogènes (MN-Zonen nach MEIN 1975, 1999 und DE BRUIJN et al. 1992).

(*Hyainailouros sulzeri*, *Amphicyon major*, *Hyotherium soemmeringi*, *Bunolistriodon latidens*, *Dorcatherium vindobonense*, *Dorcatherium guntianum*).

Aus allen diesen Gesichtspunkten läßt sich die Fundstelle Eggingen-Mittelhart 3 biostratigraphisch mit großer Sicherheit auf den Altersbereich der Zone MN 4 (Mittel-Orleanium) einengen. Darüber hinaus kann die Fauna aufgrund des gemeinsamen Vorkommen von cf. *Diaceratherium aurelianense* und *Paratapirus* cf. *intermedius* (Letztauftreten in der Zone MN 4a) sowie von *Prosantorhinus* cf. *douvillei*,

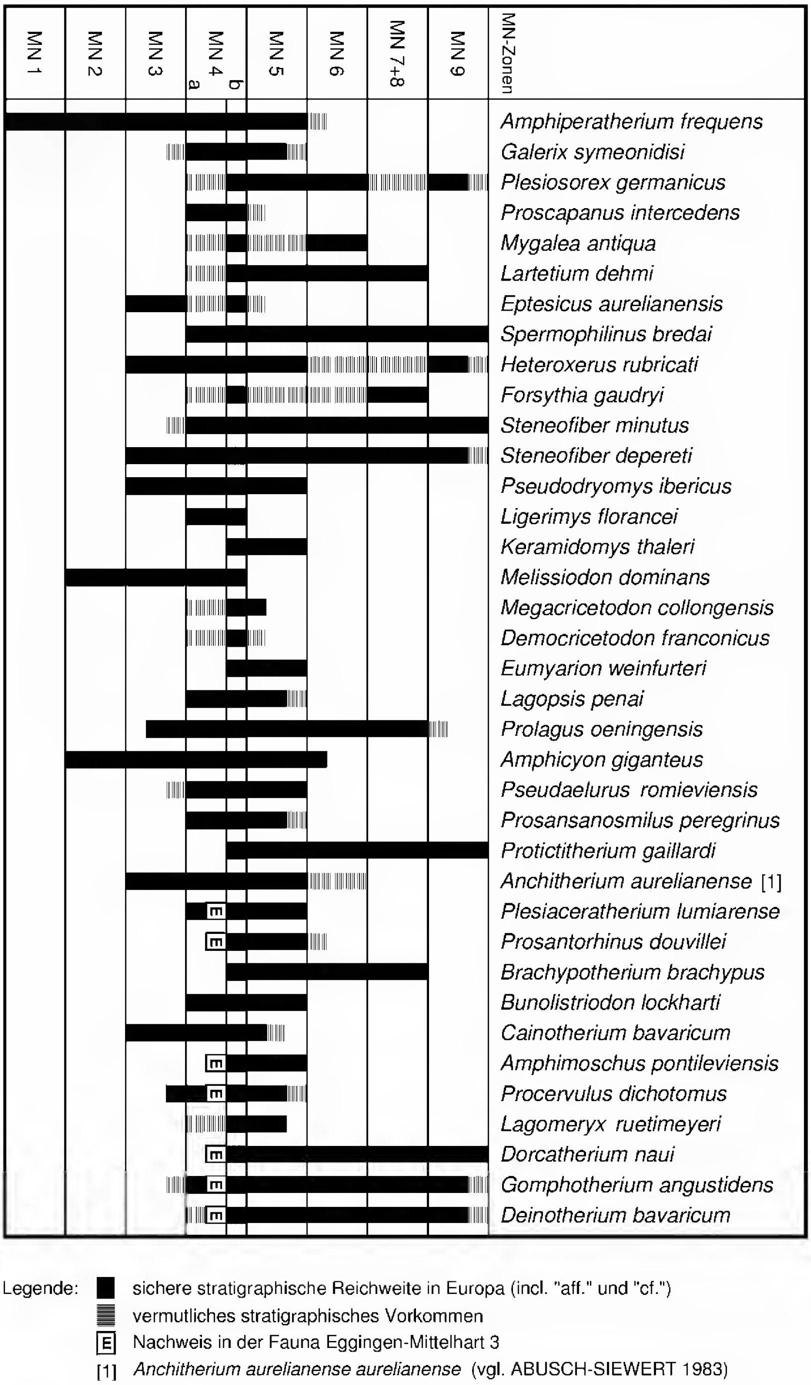


Abb. 7. Stratigraphische Verbreitung der an der Fundstelle Langenau 1 nachgewiesenen Säugetier-Arten innerhalb der Säugereinheiten des europäischen Miozäns. Gerastert: stratigraphische Position der Fundstelle aufgrund der untersuchten Säugetier-Belege. Abkürzung: MN = Mammifères Néogènes (MN-Zonen nach MEIN 1975, 1999 und DE BRUIJN et al. 1992).

Amphimoschus pontileviensis und der drei *Dorcatherium*-Formen (Erstauftreten in der Zone MN 4b) sehr wahrscheinlich in den mittleren Bereich der Zone MN 4 gestellt werden (siehe Abb. 6). In gutem Einklang hiermit steht auch die relativ geringe Entwicklungshöhe von *Deinotherium bavaricum* aus Egg.-Mh. 3.

4.2.2. Illerkirchberg 1

Amphicyon major ist an dieser Fundstelle durch einen P^4 (Taf. 8, Fig. 4) belegt, der mit entsprechenden Zähnen dieser Art aus Sansan (Typuslokalität, MN 6) gut übereinstimmt. Das stratigraphische Vorkommen von *A. major* erlaubt eine Einstufung der Fauna in die Zonen MN 4 bis MN 7+8 (GINSBURG 1999b: 116).

Anchitherium aurelianense aurelianense ist in Süddeutschland von MN 3 (Wintershof-West) bis MN 5/6 (Sandelzhausen, Stätzling) nachgewiesen. Der evolutive Übergang von *A. a. aurelianense* zur etwas großwüchsigeren Unterart *A. a. steinheimense* liegt in der Zone MN 6 (vgl. ABUSCH-SIEWERT 1983: 321 u. 1992: Abb. 2).

Anhand der beiden Großsäugerarten ist für die Fauna Illerkirchberg 1 ein biostratigraphisches Alter von MN 4 bis MN 5 (mittleres bis jüngeres Orleanium) sehr wahrscheinlich. Die anderen, nicht näher bestimmbaren Säugertaxa lassen keine weitere Alterseinengung zu.

4.2.3. Langenau 1

Die an dieser Fundstelle überlieferten Säugetierarten (Abb. 7) sind europaweit in Faunen der Zone MN 4 nachgewiesen, mit Ausnahme von *Mygalea antiqua* und *Eptesicus aurelianensis*. Die erstgenannte Art war bislang nur aus MN 6 (Sansan) bekannt, die zweite nur aus MN 3 (Wintershof-West). Mit 30 Arten kommt in MN 5 eine geringere Anzahl der Langenauer Faunenelemente vor. Noch deutlich weniger Arten sind belegt aus der Zone MN 3 und MN 6. Bereits hiermit kann eine Alterseinengung auf MN 4 bis MN 5 vorgenommen werden.

Lang. 1 enthält altertümliche Säugetiere, von denen – neben *E. aurelianensis* – vier Arten (*Proscapanus intercedens*, *Ligerimys florancei*, *Melissiodon dominans*, *Democricetodon franconicus*) bisher nie in Faunen jünger als MN 4b nachgewiesen worden sind. Dabei ist die stratigraphische Reichweite von *P. intercedens*, *L. florancei* und *D. franconicus* nur auf die Zone MN 4 beschränkt; es sind für die Datierung wertvolle Arten. *M. dominans* taucht bereits in MN 2 erstmals an europäischen Fundstellen auf. Eine sehr altertümliche Gattung stellt *Amphiperatherium* dar, die zu einer Tiergruppe gehört, welche vor allem im Paläogen und im Unter-Miozän häufig ist. In MN 5 ist der letzte europäische Vertreter dieser Gattung, *A. frequens*, nur noch selten belegt. Folglich darf das Vorkommen von *A. frequens* in Lang. 1 auch als Argument für ein relativ hohes Alter dieser Fauna gelten.

Neben den altertümlichen Formen kommen in Lang. 1 zahlreiche fortschrittlichere Faunenelemente vor, die in der Zone MN 4b erstmals auftreten: unter den Kleinsäugern gehören hierzu u.a. die Arten *Plesiosorex germanicus*, *Lartetium dehmi*, *Keramidomys thaleri*, *Megacricetodon collongensis* und *Eumyarion weinfurteri*; an Großsäugern zu nennen sind *Protictitherium gaillardi*, *Prosantorhinus douvillei*, *Brachypotherium brachypus*, *Amphimoschus pontileviensis*, *Lagomeryx ruetimeyeri* und *Dorcatherium naui*. Fünf dieser Säugetierarten (*K. thaleri*, *E. weinfurteri*, *P. douvillei*, *A. pontileviensis*, *L. ruetimeyeri*) sind relativ kurzlebig und reichen stratigraphisch nicht über die Zone MN 5 hinaus.

Die in Lang. 1 vertretenen Cricetiden-Formen *Megacricetodon* aff. *collongensis* und *Democricetodon* aff. *franconicus* sind biostratigraphisch besonders aussagekräftige Faunenbestandteile. Morphometrisch sind sie identisch mit den beiden gleichnamigen Formen aus Forsthart, Rauscheröd und Rembach. Diese drei niederbayerischen Fundstellen wurden von Ziegler & Fahlbusch (1986) in die Zone MN 4b eingestuft. *M.* aff. *collongensis* aus Lang. 1 ist deutlich kleiner als *Megacricetodon bavaricus*, eine Art, die in MN 5-Faunen der basalen OSM Süddeutschlands (z.B. Langenmoosen) zahlreich belegt ist. Das gemeinsame Vorkommen von *M.* aff. *collongensis* und *D.* aff. *franconicus* sowie ihre Entwicklungshöhen liefern weitere, zwingende Hinweise auf die Alterseinstufung der Fauna in die Zone MN 4b. Nicht zuletzt spricht hierfür auch die geringe Größe der Langenauer *Deinotherium*-Belege (vgl. Heizmann 1984: 38).

Aufgrund der stratigraphischen Reichweiten der überlieferten Säugetiere, der Faunenassoziation und der Evolutionsgrade bestimmter Faunenelemente läßt sich die Fundstelle Lang. 1 eindeutig der Zone MN 4b (jüngeres Mittel-Orleanium) zuordnen.

4.2.4. Langenau 2

Mit 12 Taxa ist die Liste der Säugetiere aus Lang. 2 gegenüber der von Lang. 1 wesentlich kürzer (Kap. 2.6). Erwähnenswert sind drei Taxa, die in der Fauna Lang. 1 nicht nachgewiesen sind: cf. *Lagomeryx parvulus*, *Palaeomeryx* sp. und Sirenia indet., ein aufgearbeitetes Faunenelement. Das gemeinsame Vorkommen von *Bunolistriodon lockharti* und *Procervulus dichotomus* sowie die lithostratigraphische Position der Fundstelle (etwa gleiche Höhenlage wie Lang. 1 bei geringer räumlicher Distanz) sprechen für ein ähnliches Alter wie Lang. 1, also ebenfalls für die Einstufung in MN 4b.

4.2.5. Grimmelfingen

Die Fauna von Grimmelfingen umfaßt nur drei Säugertaxa. Dennoch ermöglicht das gemeinsame Vorkommen von *Cynelos helbingi* (Reichweite: MN 2b bis MN 4) und *Bunolistriodon latidens* (Reichweite: MN 4 bis MN 5) eine biostratigraphische Einstufung der Fundstelle in die Zone MN 4 (Mittel-Orleanium).

4.2.6. Gerlenhofen

Unter den an der Fundstelle Gerlenhofen nachgewiesenen Säugetieren können fünf Taxa (*Brachypotherium brachypus*, *Bunolistriodon lockharti*, cf. *Procervulus dichotomus*, *Dorcatherium guntianum*, *Gomphotherium* cf. *angustidens*) für die biostratigraphische Analyse herangezogen werden.

Europaweit taucht *Brachypotherium brachypus* stratigraphisch erstmals in MN 4b (Baigneaux-en-Beauce, Bézian) auf und kommt nahezu unverändert bis MN 7+8 (Steinheim a. A., Massenhausen) vor. Darüber hinaus erlaubt das gemeinsame Auftreten von *Bunolistriodon lockharti*, *Procervulus dichotomus*, *Dorcatherium guntianum* und *Gomphotherium angustidens* eine Alterseingrenzung auf MN 4b bis MN 5.

Aufgrund der stratigraphischen Reichweiten dieser Großsäuger kann die Fundstelle Gerlenhofen in den Altersbereich der Zonen MN 4b bis MN 5 (mittleres bis jüngeres Orleanium) eingestuft werden.

5. Ergebnisse und Diskussion

Die Fauna Eggingen-Mittelhart 3 stammt aus dem Basis-Geröllhorizont der Grimmelfinger Schichten, also aus dem lithostratigraphisch tiefsten Niveau der Brackwassermolasse. Aufgrund der säugetierpaläontologischen Auswertung gilt die biostratigraphische Einstufung in den Altersbereich der Zone MN 4 (Mittel-Orleanium) als gesichert. Darüber hinaus ist eine Alterseinstufung in den mittleren Teil von MN 4 sehr wahrscheinlich. Die Fauna Egg.-Mh. 3 ist einerseits jünger als die Fauna von Artenay (MN 4a), andererseits aber älter als jene von La Romieu (MN 4b). Biostratigraphisch kann Egg.-Mh. 3 deshalb zwischen diese beiden Fundstellen eingeordnet werden (Abb. 8).

Die Untersuchung der Säugetierfossilien aus Egg.-Mh. 3 ergab, daß ein Teil der Säuger-Belege (u. a. von *Elomeryx borbonicus*) aus der USM stammt und somit eindeutig aufgearbeitet wurde. Dieser Befund wird dadurch bekräftigt, daß unmittelbar im Liegenden des Basis-Geröllhorizontes fossilführende Sedimente der USM anstanden. Die beiden Faunen aus diesen Ablagerungen, Egg.-Mh. 1 u. 2, wurden von Werner (1994, Abb. 137) dem Übergangsbereich der Zonen MP 30 und MN 1 (jüngstes Arvernium bis ältestes Agenium) zugeordnet. Demnach ist in Eggingen-Mittelhart ein Hiatus zwischen dem Top der USM und dem Basis-Geröllhorizont der Grimmelfinger Schichten vorhanden, welcher biostatigraphisch die Säugerzonen MN 2 und MN 3 (jüngeres Agenium bis älteres Orleanium) beinhaltet. Diese Schichtlücke entstand durch die Eintiefung der Graupensandrinne im Mittel-Orleanium.

Problematisch ist die Herkunft der in Egg.-Mh. 3 gefundenen Haifischzähne und Meeressäuger-Reste. Für diese Fossilien kann eine Aufarbeitung aus der OMM grundsätzlich nicht ausgeschlossen werden (vgl. Gregor & Lutz 1984: 58), zumal die Graupensandrinne erosiv in die OMM eingeschnitten ist (Kap. 1.3). Bei der Artenvielfalt der Haie und Rochen in der OMM (z. B. Fundstelle Baltringen, Probst 1879: 245–247) müßte allerdings auch eine aus diesen Sedimenten aufgearbeitete Fischfauna relativ artenreich sein (Böttcher 1987: 7). Die nur acht Taxa umfassende Fischfauna von Egg.-Mh. 3 ist für eine OMM-Fauna jedoch untypisch, sowohl in Bezug auf die geringe Diversität als auch auf die Häufigkeitsverteilung der nachgewiesenen Arten. Bei den Haizähnen von Egg.-Mh. 3 dominieren diejenigen von *Carcharias crassidens*. Bedeutend seltener sind Zähne von *Carcharias acutissimus*, *Carcharias cuspidatus*, *Isurus hastalis*, *Hemipristis serra* und *Galeocerdo aduncus*. Häufig sind die Haizähne vorzüglich erhalten mit kompletten Wurzelästen und nur wenig abgerollten Schmelzrändern. Die Zurundung dieser Zähne ist wesentlich schwächer als bei typischen Fundstücken aus der OMM. Die in Eggingen sehr zahlreich gefundenen Zähne von *Carcharias crassidens* kommen an OMM-Fundstellen nur selten vor. Typische Fische der OMM, beispielsweise *Odontaspis molassica* und sämtliche Rochenartige, fehlen völlig in der Fauna Egg.-Mh. 3 (Reichenbacher et al. 1998a: 135). Diese Befunde sprechen deutlich gegen eine Aufarbeitung der Egginger Haizähne aus der OMM. Die marinen Faunenelemente betrachten wir deshalb zumindest teilweise als autochthon. Folglich dürfen marin beeinflußte Ablagerungsverhältnisse für den basalen Bereich der Grimmelfinger Schichten angenommen werden. Hierzu paßt auch der Nachweis von *Viviparus suevicus* in Egg.-Mh. 3, eine Brackwasserschnecke, die in rein fluviatilen und limnischen Sedimenten (z. B. OSM) nicht vorkommt.

Die an der Fundstelle Altheim-Breitenlauh 2 geborgenen Fossilien stammen ebenfalls aus dem basalen Abschnitt der Grimmelfinger Schichten. Der Fundhorizont liegt dort etwa einen Meter oberhalb der Basis der Graupensande (Abb. 2). Wie in Egg.-Mh. 3, so fanden sich auch hier zahlreiche Haizähne von *Carcharias crassidens*, Fossilien mariner Säugetiere und Steinkerne von *Viviparus suevicus*. Die wenigen Reste von Landsäugetieren sind sehr schlecht erhalten und erlauben keine biostratigraphischen Aussagen. Im gleichen Aufschluß konnte unmittelbar im Liegenden der Grimmelfinger Schichten ein weiterer fossilführender Horizont lokalisiert werden, Altheim-Breitenlauh 1. Die dort gefundenen Kleinsäugerzähne ermöglichen eine Alterseinstufung in die Zone MN 1 (älteres Agenium); der Fundhorizont Alth.-Bl. 1 gehört somit eindeutig zur USM (vgl. Egg.-Mh. 1 u. 2).

Die Fundschicht Ringingen-Frontal 1, ein Feinkieshorizont mit Feldspatgeröllchen, gehört lithostratigraphisch noch zum hangenden Bereich der Grimmelfinger Schichten. Sie befindet sich jedoch unmittelbar unterhalb schluffig-feinsandiger Ablagerungen, die als Äquivalente der Suevicus-Schichten angesehen werden können. Neben *Viviparus suevicus* enthält Ring.-Ft. 1 marine Fischarten wie *Carcharias acutissimus* und *Dasyatis rugosa*. Es sind dies zweifelsfrei autochthone Faunenelemente, da die lithostratigraphische Position der Fundstelle und die Erhaltung der Fossilreste („frische“ Hai- und Rochenzähne) eine Aufarbeitung aus der OMM ausschließen. Folglich müssen marine bis brackische Verhältnisse auch während der Sedimentation des hangenden Bereiches der Grimmelfinger Schichten bestanden haben (vgl. Egg.-Mh. 3). Nur wenige Meter oberhalb der Fundschicht Ring.-Ft. 1 konnte im gleichen Aufschluß die Fauna Ringingen-Frontal 2 aus basalen Kirchberger Schichten gewonnen werden. Mit *Cerastoderma* und *Congeria* enthält sie die typischen Bivalvier der Kirchberger Schichten. Das Profil des Aufschlusses Ringingen-Frontal bestätigt die gängige Vorstellung zur Schichtenabfolge der Brackwassermolasse: im Liegenden die Grimmelfinger Schichten, darüber in konkordanter Lagerung zunächst schluffig-feinsandige Zwischenschichten (Äquivalente der Suevicus-Schichten) und schließlich die Kirchberger Schichten (Abb. 3). Es konnten keine Anzeichen dafür gefunden werden, daß die dort aufgeschlossenen Kirchberger Schichten eine Gleitscholle – sensu Buchner, Schweigert & Seyfried (1998: 312–313) – darstellen. Folgt man der lithostratigraphischen Interpretation von Buchner et al. (1998, Abb. 8), so müßten die Kirchberger Schichten und die darunter vorkommenden Zwischenschichten in Ringingen-Frontal über die Grimmelfinger Schichten gerutscht sein. Die horizontale Lagerung dieser Horizonte sowie die Lithologie und Mächtigkeit (etwa 2,5 Meter) der Zwischenschichten schließen diese Möglichkeit jedoch aus.

Die Wirbeltierfauna Illerkirchberg 1 stammt aus sogenannten „Paludinensandsteinen“ an der Basis der Suevicus-Schichten. Zwischen Unter- und Oberkirchberg sind die Suevicus-Schichten bis über 13,5 Meter mächtig (Nachweis durch eigene Handbohrungen). Sie bilden eine Übergangsfazies zwischen den Grimmel-

Abb. 8. Stratigraphische Einstufung der bearbeiteten Säugetierfaunen (fett gedruckt) sowie weiterer Faunen des südwestdeutschen Neogens in die MN-Zonierung und in die Molasse-Lithostratigraphie. Referenz-Lokalität der Zone MN 4 ist La Romieu (MN 4b); für den älteren Teil dieser Zone (MN 4a) ist die Fauna von Artenay charakteristisch. Abkürzungen: USM = Untere Süßwassermolasse, OMM = Obere Meeresmolasse, BM = Brackwassermolasse, OSM = Obere Süßwassermolasse.

Epoche	Säugerstratigraphie		Fundstellen:		Lithostratigraphie am Nordrand des Molassebeckens	
		MN-Zonen	Referenz-Lokalitäten	Südwestdeutschland		
Mittel-Miozän	**Astaracium**	MN 7+8	La Grive M	Steinheim a. Albuch	Hiatus	
		MN 6	Sansan	Steinberg/Ries		
		MN 5/6		Wannenwaldtobel 2	Brockhorizont, postriesische O S M * Ries-Impakt	
	Orleanium	MN 5	Pontlevoy-Thenay	Edelbeuren-Maurerkopf Heggbach Engelswies	präriesische **O S M**	
Unter-Miozän		MN 4/5		**Gerlenhofen**	BM/OSM-Übergangsbildungen	
		MN 4 4b	La Romieu	**Langenau 1**	**B M**	Kirchberger Schichten
				Illerkirchberg 1		Suevicus-Schichten
				Eggingen-Mittelhart 3		Grimmelfinger Schichten
		4a	"Artenay"	Baltringen	**O M M**	Hiatus
		MN 3	Wintershof-West	Stubersheim 3		
	Agenium	MN 2	Montaigu	Ulm-Westtangente	**U S M**	
		MN 1	Paulhiac	**Altheim-Breitenlauh 1**		

finger Schichten und den Kirchberger Schichten (vgl. Reichenbacher 1989: 143). Aufgrund der lithostratigraphischen Verhältnisse ist die Einordnung von Illerkirchberg 1 zwischen Eggingen-Mittelhart 3 (Basis der Grimmelfinger Schichten) und Langenau 1 (Äquivalent der Kirchberger Schichten) naheliegend (Abb. 8). Es resultiert hieraus eine Alterseinstufung in den mittleren Bereich der Zone MN 4 oder in MN 4b (jüngeres Mittel-Orleanium). Diese biostratigraphische Datierung gilt jedoch nur mit gewissem Vorbehalt, da die Langenauer Fundhorizonte lithostratigraphisch noch nicht eindeutig mit den Kirchberger Schichten korreliert werden konnten. Die Säugetiere von Illerkirchberg 1 erlauben nur eine Alterseinengung von MN 4 bis MN 5 (mittleres bis jüngeres Orleanium).

An der Fundstelle Langenau 1 konnten über 50 Klein- und Großsäugerarten nachgewiesen werden. Biostratigraphisch erlauben sie eine exakte Alterseinstufung in die Zone MN 4b (jüngeres Mittel-Orleanium; Abb. 8). In der Gesamtzusammensetzung entspricht die Säugerfauna Lang. 1 weitgehend den Faunen von La Romieu, Bézian und Baigneaux-en-Beauce (vgl. Heizmann et al. 1980: 9). Innerhalb der lithostratigraphischen Abfolge der süddeutschen Molasse lassen sich die Langenauer Fundhorizonte am ehesten den Kirchberger Schichten (BM) zuordnen. So zeigt die Fischfauna von Lang. 1 (u. a. *Clupeonella*, *Dapalis*, *Gobius*) große Ähnlichkeiten mit der von Illerkirchberg (Typuslokalität der Kirchberger Schichten; vgl. Martini 1983, Reichenbacher 1988), und auch die Brackwassermuscheln *Cerastoderma* und *Congeria* (vgl. Böttcher 1987: 6) sowie die Nannoplankton-Gemeinschaft (Martini 1983: 16–17) sprechen dafür. Die Langenauer Fundhorizonte werden deshalb als Äquivalente der Kirchberger Schichten bezeichnet (Heizmann 1984: 36). Wie bereits erwähnt, steht aber eine sichere lithostratigraphische Parallelisierung der beiden Schichtkomplexe noch aus.

Die aus dem Baggersee Freudenegg stammenden Wirbeltierfossilien stellen eine Mischfauna aus mehreren Fundhorizonten dar, wie dies die unterschiedlichen Erhaltungszustände der Fossilreste und die Faunenzusammensetzung erkennen lassen. Die Untersuchung der Wirbeltierfossilien ergab, daß beim Sand- und Kiesabbau im Freudenegger Baggersee wahrscheinlich drei verschiedene Fundschichten angeschnitten wurden: OMM, Grimmelfinger Schichten (BM) und Gerlenhofener Sande (BM/OSM-Übergangsbildungen). Da es sich um eine Mischfauna handelt, ist eine biostratigraphische Analyse nicht sinnvoll.

Die stratigraphischen Reichweiten der an der Fundstelle Grimmelfingen nachgewiesenen Säugetiertaxa ermöglichen eine Alterseinstufung in die Zone MN 4 (Mittel-Orleanium). Da die genaue geographische Lage der Fundstelle unbekannt ist, können keine sicheren lithostratigraphischen Aussagen gemacht werden. Das den Wirbeltierresten anhaftende Sediment deutet jedoch darauf hin, daß die Fossilien entweder aus den Grimmelfinger Schichten oder aus einem Fundhorizont der OSM stammen.

Die Fundstelle Gerlenhofen kann biostratigraphisch dem Altersbereich der Zonen MN 4b bis MN 5 (mittleres bis jüngeres Orleanium) zugeordnet werden. Lithostratigraphisch gehört sie zur Schichtenfolge der Gerlenhofener Sande. Diese Ablagerungen stellen Übergangsbildungen zwischen den brackischen Kirchberger Schichten und der präriesischen OSM dar (Abb. 8). Neben Großsäugern, niederen Wirbeltieren und Süßwassermollusken enthält die Gerlenhofener Fauna auch Brackwasserformen wie Cardiiden und Congerien. Da Land- und Süßwasserformen überwiegen, ist es nicht auszuschließen, daß die brackischen Faunenelemente aus den nur wenig älteren Kirchberger Schichten aufgearbeitet wurden.

Bezüglich der von BUCHNER, SEYFRIED & HISCHE (1996) initiierten Debatte über die Altersstellung der Brackwassermolasse, insbesondere die der Grimmelfinger Schichten, gestatten die in vorliegender Arbeit untersuchten Fundstellen folgende Aussagen:

Durch die biostratigraphischen Ergebnisse wird die bisherige Vorstellung zur Alterseinstufung der Grimmelfinger Schichten und der Kirchberger Schichten bekräftigt. Die Faunen aus der Brackwassermolasse des Ulmer Raumes gehören eindeutig zur Säugerzone MN 4. Hinweise auf ein jüngeres Alter liegen nicht vor. Für keine der ausgewerteten Faunen konnte ein postriesisches Alter (MN 6 oder jünger) auch nur wahrscheinlich gemacht, geschweige denn nachgewiesen werden, wie es nach den Überlegungen von BUCHNER et al. (1996, 1998) zu postulieren wäre. Diese Autoren korrelieren die Grimmelfinger Schichten mit dem Ries-Impakt und verschieben die Sedimentationsphase dieser Schichten somit vom Unter- ins Mittelmiozän hinein. Als wesentliches Argument hierfür dient der mutmaßliche Nachweis stoßwellenmetamorph beeinflußter Gerölle, die aus Graupensanden stammen. Gegen die Korrelation der Grimmelfinger Schichten mit dem Ries-Impakt sprechen nicht nur die oben genannten stratigraphischen Ergebnisse, sondern auch der in der Oberen Süßwassermolasse vorkommende Brockhorizont, welcher scharfkantige Malmkalkbrocken, Malmfossilien, Shatter-Cones und Bohnerzkörnchen enthält (SACH 1997). Der Brockhorizont kann aufgrund dieser Komponenten, seiner lithostratigraphischen Position und wegen seiner biochronologischen Einordnung (Übergangsbereich der Säugerzonen MN 5 und MN 6) viel eher mit dem Ries-Impakt korreliert werden, als die Grimmelfinger Schichten (vgl. REICHENBACHER et al. 1998a, SACH 1999 u. 2000). Das bedeutet, daß es auch einen präriesischen Anteil der OSM gibt, der durch mehrere Wirbeltierfaunen (z. B. Engelswies, Heggbach, Edelbeuren-Maurerkopf) belegt ist.

Die aus unterschiedlichen Horizonten der Graupensande stammenden Fossilreste von Brackwasserschnecken, Haien, Rochen und marinen Säugetieren sprechen sehr deutlich für das autochthone Vorkommen brackisch-mariner Faunenelemente in den Grimmelfinger Schichten der Ulmer Gegend. Aus paläoökologischen Gründen können diese Sedimente deshalb nicht mit der Oberen Süßwassermolasse parallelisiert werden, wie BUCHNER et al. (1998, 1999) postulieren.

6. Literatur

ABUSCH-SIEWERT, S. (1983): Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **62**, 401 S., 105 Abb., 38 Tab., 20 Taf.; Frankfurt am Main.

– (1992): Die *Anchitherium*-Reste aus dem Naturmuseum Augsburg. – Documenta naturae, **71**: 1–12, 9 Abb., 1 Taf.; München.

AGUILAR, J. P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Hrsg., 1997): Actes du Congrès Biochrom' 97, Montpellier, 14–17 Avril. Biochronologie mammalienne du Cénozoique en Europe et domaines reliés. – Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, **21**, 818 S.; Montpellier.

ANTUNES, M. T. & ESTRAVÍS C. (1986): Suidés et tayassuidés du Burdigalien V-a et du Langhien V-b de Lisbonne. – Ciências da Terra (UNL), **8**: 139–178, 15 Abb., Maßtab., 7 Taf.; Lisboa.

Antunes, M. T. & Ginsburg, L. (1983): Les rhinocérotidés du Miocène de Lisbonne – systématique, écologie, paleobiogéographie, valeur stratigraphique. – Ciências da Terra (UNL), **7**: 17–98, 31 Abb., Maßtab., 16 Taf.; Lisboa.

Asprion, U. & Aigner, Th. (2000): Fazies- und Georadar (GPR)-Analyse in der süddeutschen Graupensandrinne. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **218/3**: 312–342, 11 Abb.; Stuttgart.

Astibia, H. (1987): First data on the presence of Palaeomerycidae (Artiodactyla, Mammalia) in the European Upper Miocene. – Geobios, **20/6**: 833–836, 3 Abb.; Lyon.

Azanza, B., Cerdeño, E., Ginsburg, L., Made v. d., J., Morales, J. & Tassy, P. (1993): Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (province de Saragosse, Espagne). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4^e sér., **15/1–4**: 105–153, 5 Abb., 16 Tab., 5 Taf.; Paris.

Azanza, B. & Ginsburg, L. (1997): A revision of the large lagomerycid Artiodactyls of Europe. – Palaeontology, **40/2**: 461–485, 13 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; London.

Bausch, W., Geyer, O. F., Schober, T. & Schreiner, A. (1989): Zur Geologie des badischen Klettgaus (Exkursion M am 31. März 1989). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., n. F., **71**: 199–224, 9 Abb.; Stuttgart.

Berger, F.-E. (1959): Untersuchungen an Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae, besonders aus den oberoligocänen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. – Palaeontographica, A, **112/1–4**: 1–58, 6 Diagr., 5 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

Bergounioux, F.-M. & Crouzel, F. (1962): Les Déinothéridés d'Europe. – Annales de Paléontologie, **48**: 13–56, 15 Abb., 6 Tab.; Paris.

Böttcher, R. (1987): Neue Funde von *Andrias scheuchzeri* (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse (Miozän). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **131**, 38 S., 15 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Buchner, E. (1998): Die süddeutsche Brackwassermolasse in der Graupensandrinne und ihre Beziehung zum Ries-Impakt. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **80**: 399–459, 26 Abb., 5 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

Buchner, E., Schweigert, G. & Seyfried, H. (1998): Revision der Stratigraphie der süddeutschen Brackwassermolasse. – Z. Dt. geol. Ges., **149/2**: 305–320, 8 Abb.; Stuttgart.

Buchner, E. & Seyfried, H. (1999): Die Grimmelfinger Schichten (Graupensande): fluviale und/oder ästuarine Ablagerungen?. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **155**: 5–25, 14 Abb.; Stuttgart.

Buchner, E., Seyfried, H. & Hische, R. (1996): Die Graupensandrinne der süddeutschen Brackwassermolasse: ein Incised Valley-Fill infolge des Ries-Impaktes. – Z. Dt. geol. Ges., **147/2**: 169–181, 10 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Bulot, Ch. (1986): Distinction de deux niveaux fossilifères dans le gisement traditionnel de La Romieu. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4^e sér., **8/4**: 483–497, 5 Abb.; Paris.

Bruijn de, H., Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. & Morales, J. with the contribution of Heizmann, E., Mayhew, D. F., Meulen v. d., A. J., Schmidt-Kittler, N. & Telles Antunes, M. (1992): Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. – Newsl. Stratigr., **26/2–3**: 65–118, 12 Tab., 3 App.; Berlin & Stuttgart.

Cerdeño, E. (1993): Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4^e sér., **15/1–4**: 25–77, 3 Abb., 9 Tab., 6 Taf.; Paris.

– (1996): *Prosantorhinus*, the small teleoceratine Rhinocerotid from the Miocene of Western Europe. – Geobios, **29/1**: 111–124, 5 Abb., 6 Tab., 3 Taf.; Lyon.

Cerdeño, E. & Ginsburg, L. (1988): Les Tapiridae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène et du Miocène inférieur Européens. – Annales de Paléontologie, **74/2**: 71–96, 5 Abb., 3 Taf.; Paris.

Crusafont, M., Villalta de, J. F. & Truyols, Y. J. (1955): El Burdigaliense Continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. – Diputación Provinc. Barcelona, Mem. y Comunic. Inst. geolog., **12**, 272 S., 55 Abb., 11 Taf.; Barcelona.

Defa, Y. & Heissig, K. (1986): Revision and Autopodial Morphology of the Chinese-European Rhinocerotid Genus *Plesiaceratherium* Young 1937. – Zitteliana, **14**: 81–109, 25 Abb., 23 Tab.; München.

Dehm, R. (1934): Listriodon im südbayerischen Flinz (Obermiocän). – Cbl. Min. Geol. Paläont., Abh., B, **1934**: 513–528, 17 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

– (1949): Das jüngere Tertiär in Südbayern als Lagerstätte von Säugetieren, besonders Dinotherien. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Abh., B, **90**: 1–30, 3 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

– (1950): Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., N. F., **58**, 141 S., 240 Abb., 29 Tab.; München.

– (1955): Die Säugetierfaunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Übersichtkarte der Süddeutschen Molasse 1:300.000: 81–88; München.

DIETRICH, W. & KAUTSKY, F. (1920): Die Altersbeziehungen der schwäbischen und schweizerischen oberen Meeresmolasse und des Tertiärs am Südrand der Schwäbischen Alb. – Cbl. Min. Geol. Paläont., **1920**: 243–253; Stuttgart.

DINEUR, H. & GINSBURG, L. (1986): Les variations de taille chez *Brachyodus* (Mammalia, Artiodactyla, Anthracotheriidae) dans le bassin miocène de la Loire; implications systématiques et stratigraphiques. – C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. II, **303/7**: 633–636, 2 Abb., 1 Tab.; Paris.

DOPPLER, G. (1989): Zur Stratigraphie der nördlichen Vorlandmolasse in Bayerisch-Schwaben. – Geologica Bavarica, **94**: 83–133, 25 Abb., 4 Tab.; München.

DOPPLER, G. & SCHWERD, K. (1996): Faltenmolasse, Aufgerichtete Molasse und westliche Vorlandmolasse (Kap. 4.3). – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500.000.- 4. Aufl.: 150–168, 6 Abb.; München.

DURANTHON, F., ANTOINE, P. O., BULOT, C. & CAPDEVILLE, J. P. (1999): Le Miocène inférieur et moyen continental du bassin d' Aquitaine Livret-guide de l'excursion des Journées Crouzel (10 et 11 juillet 1999). – Bull. Soc. Hist. nat., **135**: 79–91, 10 Abb., 1 Tab.; Toulouse.

EBERT, M. (1992): Die Graupensandrinne am Beispiel der Grube Schwer in Eggingen bei Ulm a. d. Donau. – Diplomarbeit, Geowissenschaftliche Fakultät der Universität Tübingen, 53 S.; Tübingen. – [Mskr.]

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXV + 675 S., 261 Abb., 6 Taf., 4 geol. Bilder, 5 Profile, 1 Karte; Stuttgart (Schweizerbart).

ESER, F. (1849): 5. Das Petrefaktenlager bei Ober- und Unterkirchberg an der Iller im Oberamt Laupheim. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **4**: 258–268, 2 Profile; Stuttgart.

– (1850): „Notiz über die Fossilien von Oberkirchberg“. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **5**: 151; Stuttgart.

FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., **5/2–3**: 160–167, 1 Tab.; Berlin & Stuttgart.

– (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.

– (1985): Säugetierreste (*Dorcatherium*, *Steneofiber*) aus der miozänen Braunkohle von Wackersdorf/Oberpfalz. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 81–94, 2 Abb., 2 Taf.; München.

– (1991): The Meaning of MN-Zonation: Considerations for a Subdivision of the European Continental Tertiary Using Mammals. – Newsl. Stratigr., **24/3**: 159–173; Berlin & Stuttgart.

FORTELIUS, M., MADE V. D., J. & BERNOR, R. L. (1996): Middle and Late Miocene Suoidea of Central Europe and the Eastern Mediterranean: Evolution, Biogeography and Paleoecology. – *In*: BERNOR, R. L., FAHLBUSCH, V, & MITTMANN, H.-W. (Hrsg.): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: 348–377, 13 Abb., 2 Tab., 1 Anh.; New York (Columbia University).

GENTRY, A. W., RÖSSNER, G. E., HEIZMANN E. P. J. (1999): Suborder Ruminantia, Kap. 23. – *In*: RÖSSNER, G. E. & HEISSIG, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 225–258, 20 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil).

GUÉRIN, C. (1989): Biozones or Mammal Units? Methods and limits in Biochronology. – *In*: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Hrsg.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 119–130, 2 Abb.; New York & London (Plenum Press).

GINSBURG, L. (1961): La faune des carnivores Miocènes de Sansan (Gers). – Mém. Mus. natl. Hist. natur. Paris, N.S., C, **9**, 187 S., 72 Abb., 20 Taf.; Paris.

– (1971): Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. – C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, **272**: 2159–2161, 1 Abb., 1 Tab.; Paris.

– (1977): *Cynelos lemanensis* (Pomel), Carnivore Ursidé de l'Aquitanien d'Europe. – Annales de Paléontologie (Vertébrés), **63**/1: 57–104, 39 Abb., 6 Tab.; Paris.

– (1980): *Hyainailouros sulzeri*, mammifère créodonte du Miocène d'Europe. – Annales de Paléontologie (Vertébrés), **66**/1: 19–73, 47 Abb.; Paris.

– (1999): Order Creodonta, Kap. 9. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 105–108, 3 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil). – [1999a]

– (1999): Order Carnivora, Kap. 10. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 109–148, 16 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil). – [1999b]

– (2000): Chronologie des dépôts Miocènes du Blésois à la Bretagne. – Symbioses, N.S., **2**: 3–16, 11 Abb., 1 Tab.; Paris.

Ginsburg, L. & Antunes, M. T. (1968): *Amphicyon giganteus* – Carnassier géant du Miocène. – Annales de Paléontologie (Vertébrés), **54**/1: 3–36, 31 Abb., 1 Taf.; Paris.

Ginsburg, L., Broin de, F., Crouzel, F., Duranthon, F., Escuillié, F., Juillard, F. & Lassaube, S. (1991): Les Vertébrés du Miocène inférieur de Barbotan-les-Thermes (Gers). – Annales de Paléontologie, **77**/3: 161–216, 39 Abb., 3 Taf.; Paris.

Ginsburg, L. & Bulot, Ch. (1984): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4^e^ sér., **6**/4: 353–377, 6 Taf.; Paris.

– (1987): Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., **9**/1: 63–95, 64 Abb., 6 Tab.; Paris.

Ginsburg, L., Huin, J. & Locher, J.-P. (1981): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., **3**/4: 345–361, 25 Abb.; Paris.

– (1985): Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., **7**/4: 285–303, 16 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; Paris.

– (1988): Les Suidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., **10**/2: 197–207, 2 Tab., 2 Taf.; Paris.

Ginsburg, L. & Janvier, Ph. (1971): Les Mammifères marins des faluns Miocènes de la Touraine et de l'Anjou. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 3e sér., **22**/6: 161–195, 23 Abb., 2 Tab.; Paris.

Göhlich, U. B. (1998): Elephantoidea (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie. – Münchner geowiss. Abh., A, **36**: 245 S., 162 Abb., 73 Tab., 18 Taf., 6 Anl.; München.

Gräf, I. E. (1957): Die Prinzipien der Artbestimmung bei *Dinotherium*. – Palaeontographica, A, **108**/5–6: 131–185, 16 Abb., 1 Taf., zahlreiche Tab. im Text; Stuttgart.

Gregor, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands – Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 S., 34 Abb., 16 Taf., Anhang; Stuttgart (Enke).

Gregor, H.-J. & Lutz, H. (1984): Süßwasserquarzite mit Palmenresten aus dem Miozän von Eggingen (Ulm). – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung '84, Bd. **2**: 58–61, 132–134, 2 Taf.; Günzburg (Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg).

Haus, H. A. (1951): Zur paläogeographischen Entwicklung des Molassetroges im Bodenseegebiet während des mittleren Miozäns. – Mitt.-Bl. Bad. geol. Landesanst., **1950**: 48–66, 3 Abb.; Freiburg i. Br.

– (1952): Das Molassebecken im südwestdeutschen Gebiet. – Bull. Ver. Schweizer. Petrol.-Geol. u. -Ing., **19**/57: 25–30; Riehen/Basel.

Hedberg, H. D. (1976): International Stratigraphic Guide. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and Procedure. XVII + 200 S., 14 Abb.; New York (Wiley).

Heissig, K. (1972): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 57–81, 2 Abb, 1 Taf.; München.

– (1984): Nashornverwandte (Rhinocerotidae) aus der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für deren Lokalstratigraphie. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung ’84, Bd. **2**: 62–74, 126–131, 3 Abb., 3 Taf.; Günzburg (Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg).

– (1999): Family Tapiridae, Kap. 15. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 171–174, 5 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil). – [1999a]

– (1999): Family Rhinocerotidae, Kap. 16. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 175–188, 24 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil). – [1999b]

Heizmann, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. – Palaeontographica Suppl., B, **8**, Teil 5, 95 S., 34 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

– (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. – Eclogae geol. Helv., **76**/3: 781–825, 17 Abb.; Basel.

– (1984): *Deinotherium* im Unter-Miozän von Langenau und seine Bedeutung für die Untergliederung der Molasse. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung ’84, Bd. **2**: 36–39, 122–125, 2 Taf.; Günzburg (Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg).

– (1992): Das Tertiär in Südwestdeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **33**, 61 S., 66 Abb.; Stuttgart.

– (1998): In Ulm und um Ulm herum – der Nordrand des Molassebeckens. – *In*: Heizmann, E.P.J. (Hrsg.): Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen (2). Vom Schwarzwald zum Ries: 153–164, 22 Abb.; München (Pfeil).

– (im Druck): Der Bühl bei Georgensgmünd – eine außergewöhnliche Fossilfundstelle aus der Frühzeit der Paläontologie. – *In*: Heimatbuch der Gemeinde Georgensgmünd.

Heizmann, E. P. J., Duranthon, F. & Tassy, P. (1996): Miozäne Großsäugetiere. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **39**, 60 S., 64 Abb.; Stuttgart.

Heizmann, E. P. J., Ginsburg, L. & Bulot, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **58**, 27 S., 7 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

Heling, D. (1966): Sedimentologische Untersuchungen an Grimmelfinger Graupensanden. – Contr. Mineral. and Petrol., **12**: 192–201, 8 Abb.; Berlin, Heidelberg & New York.

Hellmund, M. (1991): Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs. I. *Hyotherium meissneri* (Suidae) aus dem Untermiozän von Ulm-Westtangente (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **176**, 69 S., 23 Abb., 12 Taf.; Stuttgart. – [1991a]

– (1991): Revision der europäischen Species der Gattung *Elomeryx* Marsh 1894 (Anthracotheriidae, Artiodactyla, Mammalia) – odontologische Untersuchungen. – Palaeontographica, A, **220**/1–3: 1–101; 36 Abb., 9 Tab., 12 Taf.; Stuttgart. – [1991b]

Hofmann, A. (1893): Die Fauna von Göriach. – Abh. k.k. Geol. Reichsanstalt, **15**/6, 87 S., 1 Abb., 17 Taf.; Wien.

Hünermann, K. A. (1968): Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland). – Schweiz. Paläont. Abh., **86**: 1–96, 68 Abb., 19 Tab., 1 Falttaf.; Basel.

– (1983): *Dorcatherium* (Mammalia, Artiodactyla, Tragulidae), das fossile Hirschferkel von Feuerthalen/Flurlingen (Kt. Zürich) bei Schaffhausen und seine Lagerstätte. – Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen, **32**: 1–20, 4 Abb.; Schaffhausen.

Hugueney, M. (1999): Family Castoridae, Kap. 28. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 281–300, 9 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil).

Kiderlen, H. (1928): Zur Kenntnis der süddeutschen Molasse. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **12**: 601–607; Stuttgart.

– (1931): Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des süddeutschen Tertiärs. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., B (Beil.-Bd.), **66**: 215–384, 10 Abb., 2 Taf., 5 Beil.; Stuttgart.

Klähn, H. (1925): Die Säuger des badischen Miozäns. – Palaeontographica, **66**/5–6: 163–242, 1 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

Koenigswald v., R. (1930): Die Tapirreste aus dem Aquitan von Ulm und Mainz. – Palaeontographica, **73**/1–6: 1–30, 1 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

Kranz, W. (1904): Stratigraphie und Alter der Ablagerungen bei Unter- und Oberkirchberg, südlich Ulm a. D. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **1904**: 481–502, 528–540, 545–566, 5 Abb.; Stuttgart.

Kuss, S. E. (1965): Revision der europäischen Amphicyoninae (Canidae, Carnivora, Mamm.) ausschließlich der voroberstampischen Formen. – Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat. Kl., 1965, **1**, 168 S., 90 Abb., 3 Taf.; Heidelberg.

Lemcke, K. (1972): Die Lagerung der jüngsten Molasse im nördlichen Alpenvorland. – Bull. Ver. Schweizer. Petrol.-Geol. u. -Ing., **39/95**: 29–41, 7 Abb.; Riehen/Basel.

– (1985): Flußfracht von Ur-Main und Ur-Naab in der Schweiz und im deutschen Molassebecken. – Bull. Ver. Schweizer. Petrol.-Geol. u. -Ing., **51/121**: 13–21, 1 Abb., Riehen/Basel.

– (1997): Spuren eines präriesischen Meteoriteneinschlags in Nordostbayern. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **37**: 135–138; München.

Lemcke, K., Engelhardt v., W. & Füchtbauer, H. (1953): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Westteil der ungefalteten Molasse des süddeutschen Alpenvorlandes. Unter paläontologischer Mitarbeit von H. Fahrion & E. W. Straub. – Beih. geol. Jb., **11**: VIII + 110 S., 9 Taf., 31 Abb., 72 Tab.; Hannover.

Luterbacher, H. (2000): Das Graupensand-Ästuar. – Meeting of the Molasse Group, Abstracts: 18; Kempten.

Luterbacher, H., Koehler, J. & Winder, H. (1992): The northern margin of the Molasse Basin in SW Germany. Symposium Swiss Molasse Basin, Abstracts. – Eclogae geol. Helv., **85**: 787–788, 1 Abb.; Basel.

Made v. d., J. (1990): Iberian Suoidea. – Paleontologia i Evolució (1989–1990), **23**: 83–97, 4 Abb.; Sabadell.

– (1998): *Aureliachoerus* from Oberdorf and other Aragonian pigs from Styria. – Ann. naturhist. Mus. Wien, **99**/A: 225–277, 10 Abb., 12 Tab., 1 Taf.; Wien.

– (1999): Superfamily Hippopotamoidea, Kap. 19. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 203–208, 5 Abb., 1 Tab.; München (Pfeil).

Martini, E. (1983): Die Fischfauna von Langenau bei Ulm (Unter-Miozän, Ottnang-Stufe). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **91**, 25 S., 13 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

Mayet, L. (1908): Étude des Mammifères Miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. – Ann. Univ. Lyon, N.S. I, **24**, 336 S., 100 Abb., 12 Taf.; Lyon & Paris.

Mein, P. (1975): Résultats du groupe de travail des vertébrés: Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. – *In*: Senes, J. (Hrsg.): Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971–1975): 78–81, 1 Tab.; Bratislava.

– (1989): Updating of MN Zones. – *In*: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Hrsg.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 73–90; 2 Tab.; New York & London (Plenum Press).

– (1999): European Miocene Mammal Biochronology, Kap. 2. – *In*: Rössner, G. E. & Heissig, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 25–38, 1 Tab.; München (Pfeil).

Moos, A. (1915): Neue Aufschlüsse in den brackischen Tertiärschichten von Grimmelfingen bei Ulm. – Jh. vaterl. Naturkde. Württ., **71**: 270–275, 2 Abb., 3 Profile; Stuttgart.

– (1925): Beiträge zur Geologie des Tertiärs im Gebiet zwischen Ulm a. D. und Donauwörth. – Geogn. Jh., **37** (1924): 167–252, 1 geol. Kt. 1 : 200.000, 2 Taf.; München.

– (1926): Zur Bildung von Ablagerungen mit Landsäugetierresten in der süddeutschen Molasse. – Geol. Rdsch., **17**: 8–21; Berlin.

Mottl, M. (1961): Die Dorcatherien der Steiermark. – Mitt. Mus. Bergb. Geol. Techn., **22**: 21–71, 3 Tab., 9 Taf.; Graz.

Muizon de, Ch. (1988): Le polyphylétisme des Acrodelphidae, Odontocètes longirostres du Miocène européen. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4^{e} sér., **10/1**: 31–88, 25 Abb., 6 Tab.; Paris.

Nägele, E. (1962): Zur Petrographie und Entstehung des Albsteins. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **115**: 44–120, 10 Abb., 2 Tab., 8 Diagr., 5 Taf.; Stuttgart.

Pilleri, G. (1985): The Miocene Cetacea of the Belluno Sandstones (Eastern Southern Alps). – Mem. di Sci. Geol., **36**, 250 S., 44 Abb., 90 Tab., 81 Taf.; Padova.

Pilleri, G. (1986): The Miocene Cetacea of the Pietra Leccese. With special reference to the Cosimo de Giorgi Collection, Lecce. 27 S., 8 Abb., 7 Tab., 11 Taf.; Ostermundingen (Gehirnanatomisches Institut, Universität Bern). – [1986a]

– (1986): The Cetacea of the western Paratethys (Upper Marine Molasse of Baltringen). 70 S., 5 Abb., 56 Tab., 40 Taf.; Ostermundingen (Gehirnanatomisches Institut, Universität Bern). – [1986b]

PRESSMAR, E. (1938): Vor- und Frühgeschichte des Ulmer Winkels auf bodenkundlicher Grundlage. 159 S., 119 Abb., 2 Karten; München & Berlin (Oldenbourg).

PROBST, J. (1879): Verzeichnis der Fauna und Flora der Molasse im Württembergischen Oberschwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **35**: 221–304, 2 Taf.; Stuttgart.

– (1886): Über die fossilen Reste von Zahnwalen (Cetodonten) aus der Molasse von Baltringen O.A. Laupheim. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **42**: 102–145, 1 Taf.; Stuttgart.

– (1888): Beschreibung einiger Lokalitäten in der Molasse von Oberschwaben. Vorträge. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **44**: 64–114; Stuttgart.

REICHENBACHER, B. (1988): Die Fischfauna der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **139**, 53 S., 11 Abb., 2 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

– (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. – Geologica Bavarica, **94**: 136–177, 3 Abb., 4 Tab., 3 Taf.; München.

– (1993): Mikrofaunen, Paläogeographie und Biostratigraphie der miozänen Brack- und Süßwassermolasse in der westlichen Paratethys unter besonderer Berücksichtigung der Fisch-Otolithen. – Senckenbergiana lethaea, **73**/2: 277–374, 11 Abb., 16 Tab., 11 Taf.; Frankfurt am Main.

REICHENBACHER, B., BÖTTCHER, R., BRACHER, H., DOPPLER, G., ENGELHARDT V., W., GREGOR, H.-J., HEISSIG, K., HEIZMANN, E. P. J., HOFMANN, F., KÄLIN, D., LEMCKE, K., LUTERBACHER, H.P., MARTINI, E., PFEIL, F., REIFF, W., SCHREINER, A., STEININGER, F. F. (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Z. Deutsch. geol. Ges., **149**/1: 127–161, 9 Abb.; Stuttgart. – [1998a]

REICHENBACHER, B., DOPPLER, G., SCHREINER, A., BÖTTCHER, R., HEISSIG, K. & HEIZMANN, E. P. J. (1998): Lagerungsverhältnisse von Grimmelfinger Schichten und Kirchberger Schichten: Kommentar zur „Revision der Stratigraphie der süddeutschen Brackwassermolasse“. – Z. Deutsch. geol. Ges., **149**/2: 321–326; Stuttgart. – [1998b]

RINNERT, P. (1956): Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän der Oberpfalz. – Palaeontographica, A, **107**/1–2: 1–65, 6 Taf., zahlreiche Tab. im Text; Stuttgart.

RÖSSNER, G. E. (1995): Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an *Procervulus* (Cervidae, Mammalia). – Münchner geowiss. Abh., A, **29**: 128 S., 216 Abb., 118 Tab., 7 Taf.; München.

– (1998): Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich): 9. Ruminantia (Mammalia). – Ann. naturhist. Mus. Wien, **99**/A: 169–193, 44 Abb., 1 Taf.; Wien.

RÖSSNER, G. E. & HEISSIG, K. (Hrsg., 1999): The Miocene Land Mammals of Europe. 515 S.; München (Pfeil).

ROMAN, F. & VIRET, J. (1934): La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). – Mém. Soc. géol. France N. S. 9, **21**/2–3, 67 S., 25 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Paris.

ROTH, C. H. (1989): Die Raubtierfauna (Carnivora, Mamm.) der untermiozänen Spaltenfüllung von Erkertshofen 2 bei Eichstätt/Bayern. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 163–205, 15 Abb., 3 Tab.; München.

RUTTE, E. (1955): Der Albstein in der miozänen Molasse Südwestdeutschlands. – Z. Deutsch. geol. Ges., **105** (1953): 360–383, 3 Abb., 1 Taf.; Hannover.

SACH, V. J. (1997): Neue Vorkommen von Brockhorizonten in der Oberen Süßwassermolasse von Baden-Württemberg (Deutschland) – Zeugnisse der Rieskatastrophe im Mittelmiozän. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **205**/3: 323–337, 7 Abb.; Stuttgart.

– (1999): Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse des Landkreises Biberach a. d. Riß (Oberschwaben). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **276**, 167 S., 41 Abb., 45 Tab., 15 Taf.; Stuttgart.

– (2000): Rüsseltiere, Nashörner und Krokodile im Landkreis Biberach – Fossile Schätze aus der Tertiärzeit Oberschwabens. – Naturschutz, **24**: 46–57, 8 Abb.; Wangen.

SANDBERGER, F. (1870–1875): Die Land- und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt. 1000 S., 1 Tab., 36 Taf.; Wiesbaden (C. W. Kreidel).

SANTAFÉ-LLOPIS, J., CASANOVAS-CLADELLAS, M. L. & BELINCHON, M. (1985): El *Aceratherium platyodon* MERMIER (Rhinocerotidae, Perissodactyla) del Orleaniense de Bunyol (Valencia, España). – Paleontologia i Evolució, **19**: 61–67, 4 Abb., 2 Tab.; Sabadell.

SCHAUB, S. (1948): *Elomeryx minor* (DEPÉRET), ein Bothriodontine aus dem schweizerischen Aquitanien. – Eclogae geol. Helv., **41**: 340–347, 3 Abb., 1 Taf.; Basel.

SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **11**: 129–170, 23 Abb., 2 Taf.; München.

– (1972): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. Proboscidea (Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 83–95, 3 Abb., 2 Taf.; München.

SCHLICKUM, W. R. (1963): Die Molluskenfauna der Süßbrackwassermolasse von Ober- und Unterkirchberg. – Arch. Moll., **92/1–2**: 1–10, 1 Taf.; Frankfurt am Main.

SCHREINER, A. (1976): Hegau und westlicher Bodensee. – Samml. geol. Führer, **62**, 93 S., 22 Abb., 1 Tab.; Berlin & Stuttgart (Borntraeger).

– (1978): Erläuterungen zu Blatt 8119 Eigeltingen. – Geol. Karte von Baden-Württ. 1:25.000, 82 S., 8 Abb., 2 Taf., 4 Beil.; Stuttgart.

STEFEN, C. (1997): *Steneofiber eseri* (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **255**, 73 S., 43 Abb., 7 Tab., 1 Taf.; Stuttgart.

STEHLIN, H. G. (1899): Über die Geschichte des Suidengebisses. Erster Theil. – Abh. Schweiz. Paläont. Ges., **26/1**: 1–336; Zürich.

– (1900): Über die Geschichte des Suidengebisses. Zweiter Theil. – Abh. Schweiz. Paläont. Ges. **27/1**: 337–527, 10 Taf.; Zürich.

STEININGER, F. F. (1999): Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene „European Land Mammal Mega-Zones" (ELMMZ) and the Miocene „Mammal-Zones (MN-Zones)", Kap. 1. – *In*: RÖSSNER, G. E. & HEISSIG, K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammals of Europe: 9–24, 2 Abb.; München (Pfeil).

STEININGER, F. F., BERGGREN, W. A., KENT, D. V., BERNOR, R. L., SEN, S. & AGUSTI, J. (1996): Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) Marine-Continental Chronologic Correlations of European Mammal Units, Kap. 2. – *In*: BERNOR, R. L., FAHLBUSCH, V, & MITTMANN, H.-W. (Hrsg.): The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: 7–46, 3 Abb., Appendix; New York (Columbia University).

STEININGER, F. F. & PILLER, W. E. (1999): Empfehlungen (Richtlinien) zur Handhabung der stratigraphischen Nomenklatur. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **209**, 19 S., 11 Abb., 3 Tab.; Frankfurt am Main.

THEN, R., BAIER, J. & WELSCH, TH. (im Druck): Analytische Untersuchungen zur Entstehung der „biogenen Basislage" an der Basis der Graupensandrinne des Hochsträß (Mittlere Alb; SW-Deutschland). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., 7 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

THENIUS, E. (1956): Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VIII. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **165/4–5**: 337–382, 31 Abb., 8 Tab.; Wien.

THOST, G. (1973): Industrieller Beginn und Urweltfunde. – *In*: GAISER, H. (Hrsg.): Das obere Schwaben vom Illertal zum Mindeltal (9). Gerilehoua – Beiträge zur Geschichte von Gerlenhofen: 32, 51–54, 3 Abb.; Neu-Ulm.

TIPPER, J. C., SACH, V. J. & HEIZMANN, E. P. J. (2000): „Loading Fractures" and the sedimentation history of part of the northwestern North Alpine Molasse Basin (Oligocene-Miocene, SW Germany). – IAS Regional Meeting (Dublin, Ireland): 13.-15. September 2000, Abstracts: 57–58; Dublin.

WEHRLI, H. (1938): *Anchitherium aurelianense* CUV. von Steinheim a. Albuch und seine Stellung im Rahmen der übrigen anchitherienen Pferde. – Palaeontographica Suppl., **8/7**, 54 S., 4 Abb., 5 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

WERNER, JÖRG (1966): Ergebnisse der Auswertung von Flachbohrungen im Bereich der Oberen Meeresmolasse (Gebiet Stockach-Pfullendorf). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **48**: 105–120, 7 Abb.; Stuttgart.

– (1975): Erläuterungen zu Blatt 8020 Meßkirch. – Geol. Karte von Baden-Württ.

1:25.000, 209 S. , 16 Abb., 2 Tab., 5 Taf., 8 Beil.; Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württ.).

Werner, Jochen (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **200**, 263 S., 139+XIII Abb., 21 Tab., 8 Taf.; Stuttgart.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Zöbelein, H. K. (1995): Die jungtertiäre Graupensandrinne in der Vorlandmolasse Südwestdeutschlands (Forschungsgeschichte, Verlauf, Entstehung, Füllung und Beziehungen zur Umrandung). – Documenta naturae, **91**, 108 S., 8 Abb., 3 Tab.; München.

Zöbelein, H. K. & Füchtbauer, H. (1986): Grimmelfinger Schichten (Helvet der Vorlandmolasse) bei Manching und Ingolstadt an der Donau und ihre Beziehungen zur Nachbarschaft. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **26**: 137–162, 4 Tab.; München.

Adresse der Verfasser:

Dr. V. J. Sach und Dr. E. P. J. Heizmann, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
E-mail:
vsach@gmx.de
heizmann.smns@naturkundemuseum-bw.de

7. Anhang

7.1. Systematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Säugetiertaxa

1 = Eggingen-Mittelhart 3, 2 = Eggingen-Schleiche, 3 = Altheim-Breitenlauh 1, 4 = Altheim-Breitenlauh 2, 5 = Ringingen-Frontal 1, 6 = Ringingen-Frontal 2, 7 = Illerkirchberg 1, 8 = Langenau 1, 9 = Langenau 2, 10 = Baggersee-Freudenegg, 11 = Grimmelfingen, 12 = Gerlenhofen

Ordnung Marsupialia Illiger 1811

- Familie Didelphidae Gray 1821
  - ***Amphiperatherium frequens*** (H. v. Meyer 1846); 8

Ordnung Insectivora Bowdich 1821

- Familie Erinaceidae Bonaparte 1838
  - ***Galerix*** aff. ***symeonidisi*** Doukas 1983; 8
  - ***Amphechinus*** sp.; 3
- Familie Plesiosoricidae Winge 1917
  - ***Plesiosorex germanicus*** (Seemann 1938); 8
- Familie Talpidae Gray 1825
  - ***Proscapanus*** cf. ***intercedens*** Ziegler 1985; 8
  - ***Mygalea*** cf. ***antiqua*** (Pomel 1848); 8
  - cf. ***Scaptonyx*** sp.; 8
  - **Talpinae** indet.; 8
  - cf. ***Desmanella*** sp.; 3
- Familie Dimylidae Schlosser 1887
  - **Dimylidae** indet.; 8
- Familie Soricidae Gray 1821
  - ***Lartetium dehmi*** (Viret & Zapfe 1952); 8
  - **Crocidosoricinae** indet.; 8
  - **Heterosoricinae** indet.; 3

Ordnung Chiroptera Blumenbach 1779

Familie Vespertilionidae Gray 1821

- cf. ***Eptesicus aurelianensis*** Ziegler 1993; 8
- **Vespertilionidae** indet.; 8

Ordnung Rodentia Bowdich 1821

Familie Sciuridae Gray 1821

- ***Spermophilinus*** aff. ***bredai*** (H. v. Meyer 1848); 8
- ***Heteroxerus*** cf. ***rubricati*** Crusafont, Villalta & Truyols 1955; 8
- cf. ***Forsythia gaudryi*** (Gaillard 1899); 8

Familie Castoridae Gray 1821

- ***Steneofiber minutus*** (H. v. Meyer 1838); 8
- ***Steneofiber depereti*** Mayet 1908; 1, 8, 10

Familie Gliridae Thomas 1897

- ***Pseudodryomys ibericus*** De Bruijn 1966; 8
- ***Glirudinus*** sp.; 8
- ***Miodyromys*** sp.; 8
- ***Bransatoglis*** sp.; 8
- cf. ***Peridyromys*** sp.; 3

Familie Eomyidae Déperet & Douxami 1902

- ***Ligerimys florancei*** Stehlin & Schaub 1951; 8
- ***Keramidomys*** cf. ***thaleri*** Hugueney & Mein 1968; 8
- ***Rhodanomys*** cf. ***transiens*** Hugueney 1969; 3
- ***Pseudotheridomys*** sp.; 3

Familie Zapodidae

- ***Plesiosminthus myarion*** Schaub 1930; 3

Familie Melissiodontidae Schaub 1925

- ***Melissiodon dominans*** Dehm 1950; 8

Familie Cricetidae Rochebrune 1883

- ***Megacricetodon*** aff. ***collongensis*** (Mein 1958); 8
- ***Democricetodon*** aff. ***franconicus*** Fahlbusch 1966; 8
- ***Eumyarion*** cf. ***weinfurteri*** (Schaub & Zapfe 1953); 8
- ***Eucricetodon*** sp.; 3

Ordnung Lagomorpha Brandt 1855

Familie Ochotonidae Thomas 1897

- ***Prolagus oeningensis*** (König 1825); 6, 8
- ***Lagopsis penai*** Royo 1928; 8
- cf. ***Amphilagus*** sp.; 8

Ordnung Creodonta Bowdich 1821

Familie Hyaenodontidae Leidy 1869

- ***Hyainailouros sulzeri*** Biedermann 1863; 1, 10

Ordnung Carnivora Fissipeda Blumenbach 1791

Familie Amphicyonidae Trouessart 1885

- ***Cynelos*** cf. ***helbingi*** (Dehm 1950); 1, 11
- ***Amphicyon major*** Blainville 1841; 1, 7
- ***Amphicyon giganteus*** (Schinz 1825); 8
- **Thaumastocyoninae** indet.; 1
- **Amphicyonidae** indet.; 1, 10

Familie Mustelidae Swainson 1835
- ***Ischyrictis*** sp.; 8
- **Mustelidae** indet.; 1, 7, 8

Familie Nimravidae Cope 1881
- ***Prosansanosmilus peregrinus*** Heizmann, Ginsburg & Bulot 1980; 8

Familie Hyaenidae Gray 1869
- ***Protictitherium gaillardi*** (Major 1903); 8

Familie Felidae Gray 1821
- ***Pseudaelurus*** cf. ***lorteti*** Gaillard 1899; 1
- ***Pseudaelurus romieviensis*** (Roman & Viret 1934); 8

Ordnung Perissodactyla Owen 1848

Familie Rhinocerotidae Owen 1845
- ***Plesiaceratherium lumiarense*** (Antunes & Ginsburg 1983); 1, 8
- ***Prosantorhinus douvillei*** (Osborn 1900); 1, 8
- cf. ***Prosantorhinus germanicus*** (Wang 1929); 1
- cf. ***Diaceratherium aurelianense*** (Nouel 1866); 1, 2
- ***Brachypotherium brachypus*** (Lartet 1837); 8, 10, 12

Familie Tapiridae Burnett 1833
- ***Paratapirus*** cf. ***intermedius*** (Filhol 1885); 1

Familie Equidae Gray 1821
- ***Anchitherium aurelianense aurelianense*** Abusch-Siewert 1983; 7, 8, 9
- ***Anchitherium aurelianense*** (Cuvier 1825); 10

Ordnung Artiodactyla Owen 1848

Familie Anthracotheriidae Leidy 1869
- ***Elomeryx borbonicus*** (Gervais 1848–1852); 1

Familie Suidae Gray 1821
- ***Aureliachoerus aurelianensis*** (Stehlin 1900); 1
- ***Hyotherium soemmeringi*** H. v. Meyer 1834; 1, 10
- ***Hyotherium*** cf. ***meissneri*** (H. v. Meyer 1929); 1
- ***Bunolistriodon*** aff. ***latidens*** (Biedermann 1973); 1, 11
- ***Bunolistriodon lockharti*** (Pomel 1848); 8, 9, 12

Familie Cainotheriidae Camp & Vanderhoof 1940
- ***Cainotherium*** cf. ***bavaricum*** Berger 1959; 8

Unterordnung Ruminantia Scopoli 1777
- ***Amphimoschus pontileviensis*** Bourgeois 1873; 1, 8
- **Ruminantia** indet.; 8

Familie Lagomerycidae Pilgrim 1941
- ***Lagomeryx ruetimeyeri*** Thenius 1948; 8
- cf. ***Lagomeryx parvulus*** (Roger 1898); 9
- cf. ***Ligeromeryx praestans*** (Stehlin 1937); 1

Familie Cervidae Gray 1821
- ***Procervulus dichotomus*** (Gervais 1849); 1, 8, 9, 12
- **Cervidae** indet.; 7, 10, 11

Familie Tragulidae Milne-Edwards 1864
- ***Dorcatherium guntianum*** H. v. Meyer 1846; 1, 12
- ***Dorcatherium naui*** Kaup 1834; 1, 8
- ***Dorcatherium vindobonense*** H. v. Meyer 1846; 1, 10

Familie Palaeomericidae Lydekker 1883
- ***Palaeomeryx kaupi*** H. v. Meyer 1834; 1, 10
- ***Palaeomeryx*** sp.; 9

Familie Bovidae Gray 1821
- ***Eotragus*** sp.; 8

Ordnung Proboscidea Illiger 1811

Familie Gomphotheriidae Hay 1922
- *Gomphotherium angustidens* (Cuvier 1817); 1, 8, 10, 12
- *Gomphotherium* cf. *subtapiroideum* (Schlesinger 1917); 10

Familie Deinotheriidae Bonaparte 1845
- *Deinotherium bavaricum* H. v. Meyer 1831; 1, 8, 9, 10

Ordnung Sirenia Illiger 1811

Familie Dugongidae Gray 1821
- *Metaxytherium* cf. *medium* (Desmarest 1822); 1
- *Metaxytherium* sp.; 4, 10

Ordnung Cetacea Brisson 1762

Familie Squalodontidae Brandt 1873
- **Squalodontidae** indet.; 1, 10

Familie Physeteridae Gray 1821
- *Scaldicetus* sp.; 1
- **Physeteridae** indet.; 1, 10

Familie Acrodelphidae Abel 1905
- **Acrodelphidae** indet.; 1

7.2. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Amphimoschus pontileviensis* aus Eggingen-Mittelhart 3

Tab. 1. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Mand.-Fragm. sin. mit M_1–M_3

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
46924	M_1 sin.	12,9	7,6	8,1	–
	M_2 sin.	13,8	~8,6	~8,8	lingual beschädigt
	M_3 sin.	18,6	8,3	8,2	–

Tab. 2. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Mand.-Fragm. dext. mit M_1–M_2

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
46788	M_1 dext.	12,4	7,8	~8,5	–
	M_2 dext.	13,5	~8,4	–	lingual beschädigt

Tab. 3. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Mand.-Fragm. dext. mit M_2–M_3

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
46785	M_2 dext.	~13,4	~10,0	–	Zahnfragment
	M_3 dext.	20,8	9,4	8,8	–

Tab. 4. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Mand.-Fragm. dext. mit M_2–M_3

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
46925	M_2 dext.	–	–	9,3	Zahnfragment
	M_3 dext.	19,3	9,5	9,0	–

Tab. 5. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Max.-Fragm. sin. mit M^1–M^3

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
46787	M^1 sin.	11,1	14,0	12,9	stark abgekaut
	M^2 sin.	12,5	16,3	14,8	–
	M^3 sin.	12,5	15,1	13,7	–

Tab. 6. *Amphimoschus pontileviensis* – Eggingen-Mittelhart 3
Einzelzähne

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B_v (mm)	B_h (mm)	Bemerkungen
42952	P_4 sin.	~12,9	7,3 ($B_{max.}$)		„frischer" Zahn
42953	P_4 sin.	12,5	7,8 ($B_{max.}$)		stark abgekaut
MFVG	M_1 sin.	12,7	8,0	8,8	Mandibularfragment
46786	M_2 dext.	13,8	9,2	10,2	Mandibularfragment
42991	M_2 dext.	15,5	10,0	10,1	Mandibularfragment
42951	M_3 sin.	21,8	10,6	10,5	Mandibularfragment
40100a	M_3 sin.	20,5	9,4	9,3	–
40100b	M_3 dext.	20,5	~9,2	~8,5	Mandibularfragment
42950	$M^{2/3}$ sin.	14,3	15,8	15,2	–
46927	$M^{sup.}$ dext.	>12,4	15,0	–	Zahnfragment

7.3. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Plesiaceratherium lumiarense* aus Langenau 1

Tab. 7. *Plesiaceratherium lumiarense* – Langenau 1 („Gelbe Schicht")
Schädel mit P^2–M^3 sin. und P^2, M^2–M^3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
44392	P^2 sin.	~27,1	~36,0	Ectoloph beschädigt
	P^3 sin.	33,0	~44,2	Ectoloph beschädigt
	P^4 sin.	36,0	48,1	Ectoloph beschädigt
	M^1 sin.	40,6	>46,5	Ectoloph fehlt
	M^2 sin.	43,4	50,2	Ectoloph beschädigt
	M^3 sin.	~43,6	48,7	–
	P^2 dext.	>28,4	39,7	isolierter Einzelzahn
	M^2 dext.	43,7	>50,2	lingual beschädigt
	M^3 dext.	–	48,2	Ectoloph fehlt

Tab. 8. *Plesiaceratherium lumiarense* – Langenau 1 („Gelbe Schicht")
Schädel mit P^3–M^3 sin. und P^4–M^3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
45583	P^3 sin.	–	~48,9	Ectoloph fehlt
	P^4 sin.	–	~53,6	Ectoloph fehlt
	M^1 sin.	42,2	~52,5	lingual beschädigt
	M^2 sin.	44,9	52,6	–
	M^3 sin.	41,2	50,0	Ectoloph beschädigt
	P^4 dext.	36,3	48,4	–
	M^1 dext.	43,1	51,6	–
	M^2 dext.	46,5	52,4	–
	M^3 dext.	41,7	49,1	–

Tab. 9. *Plesiaceratherium lumiarense* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Mandibel mit I_1, I_2, P_2–M_3 sin. und I_1, I_2, P_2–M_3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
40685	P_2 sin.	34,1	20,4	–
	P_3 sin.	36,9	24,9	–
	P_4 sin.	38,4	28,0	–
	M_1 sin.	41,8	28,0	–
	M_2 sin.	46,6	29,7	–
	M_3 sin.	49,1	27,1	–
	P_2 dext.	32,9	20,9	–
	P_3 dext.	36,3	24,2	–
	P_4 dext.	39,6	27,7	–
	M_1 dext.	40,9	29,1	–
	M_2 dext.	46,2	28,3	–
	M_3 dext.	48,5	26,6	–

7.4. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Prosantorhinus douvillei* aus Langenau 1

Tab. 10. *Prosantorhinus douvillei* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Schädel mit P^1–M^3 sin. und P^1–M^3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
45582	P^1 sin.	20,6	17,8	–
	P^2 sin.	26,7	34,5	–
	P^3 sin.	33,2	41,1	–
	P^4 sin.	37,7	47,2	–
	M^1 sin.	47,2	51,1	–
	M^2 sin.	51,2	51,5	–
	M^3 sin.	43,8	48,9	–
	P^1 dext.	20,8	16,9	–

SMNS-Nr.	Position	L$_{max}$ (mm)	B$_{max}$ (mm)	Bemerkungen
45582	P^2 dext.	26,6	33,8	–
	P^3 dext.	32,3	39,8	–
	P^4 dext.	39,0	46,8	–
	M^1 dext.	47,8	52,4	–
	M^2 dext.	51,9	55,8	anterior beschädigt
	M^3 dext.	~44,0	47,2	–

Tab. 11. *Prosantorhinus douvillei* – Langenau 1 („Gelbe Schicht") Schädel mit P^2–M^3 sin. und P^1–M^3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L$_{max}$ (mm)	B$_{max}$ (mm)	Bemerkungen
46974	P^2 sin.	28,4	36,2	–
	P^3 sin.	33,1	45,0	–
	P^4 sin.	36,7	51,5	–
	M^1 sin.	>35,0	~49,9	Ectoloph beschädigt
	M^2 sin.	~44,5	~54,2	Ectoloph beschädigt
	M^3 sin.	~43,8	48,3	Ectoloph beschädigt
	P^1 dext.	20,9	18,4	–
	P^2 dext.	27,2	36,6	–
	P^3 dext.	~32,1	43,3	–
	P^4 dext.	37,9	49,1	–
	M^1 dext.	44,4	51,8	lingual beschädigt
	M^2 dext.	48,2	54,5	posterior beschädigt
	M^3 dext.	44,0	50,6	anterior beschädigt

Tab. 12. *Prosantorhinus douvillei* – Langenau 1 („Gelbe Schicht") Mandibel mit P$_2$–M$_3$ sin. und I$_1$, I$_2$, P$_2$–M$_3$ dext.

SMNS-Nr.	Position	L$_{max}$ (mm)	B$_{max}$ (mm)	Bemerkungen
46975	P$_2$ sin.	25,8	16,9	–
	P$_3$ sin.	30,5	23,6	–
	P$_4$ sin.	31,9	24,3	–
	M$_1$ sin.	39,0	26,7	–
	M$_2$ sin.	42,5	26,2	–
	M$_3$ sin.	43,8	24,7	–
	P$_2$ dext.	23,2	16,5	–
	P$_3$ dext.	29,3	21,7	–
	P$_4$ dext.	33,4	24,2	–
	M$_1$ dext.	38,4	25,9	–
	M$_2$ dext.	42,3	25,3	–
	M$_3$ dext.	43,6	24,0	–

7.5. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Deinotherium bavaricum* aus Langenau 1

Tab. 13. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Schädel mit P^4–M^3 sin. und P^3–M^3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
42992	P^4 sin.	50,5	54,0	–
	M^1 sin.	64,7	53,7	–
	M^2 sin.	60,1	63,1	–
	M^3 sin.	62,1	67,3	–
	P^3 dext.	51,2	51,4	–
	P^4 dext.	46,5	54,8	–
	M^1 dext.	63,2	53,9	–
	M^2 dext.	60,6	63,3	–
	M^3 dext.	64,6	67,6	–

Tab. 14. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Schädel mit P^3–M^3 sin. und P^3–M^3 dext.

SMNS	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
ohne Nr.	P^3 sin.	45,7	46,5	–
	P^4 sin.	44,2	~56,6	lingual beschädigt
	M^1 sin.	61,7	56,1	–
	M^2 sin.	57,8	61,5	–
	M^3 sin.	60,1	60,0	–
	P^3 dext.	44,6	45,1	–
	P^4 dext.	46,0	53,3	–
	M^1 dext.	61,5	55,6	–
	M^2 dext.	57,2	59,6	–
	M^3 dext.	63,0	62,0	–

Tab. 15. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Schädel mit D^2–M^1 sin. und D^4–M^1 dext. (juveniles Tier)

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
42791	D^2 sin.	28,3	24,3	–
	D^3 sin.	32,1	31,0	–
	D^4 sin.	55,0	37,8	–
	M^1 sin.	~66,5	–	B: nicht meßbar
	D^4 dext.	55,1	38,0	–
	M^1 dext.	~66,7	–	B: nicht meßbar

Tab. 16. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Gelbe Schicht")
Maxillarfragment sin. mit P^4–M^3

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
41636	P^4 sin.	~52,0	58,8	labial beschädigt
	M^1 sin.	67,1	~56,7	B_h: nicht meßbar
	M^2 sin.	62,0	62,5	–
	M^3 sin.	63,6	63,6	–

Tab. 17. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Mandibel mit I, P_3–M_3 sin. und I, P_3–M_3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
42993	P_3 sin.	37,1	31,6	–
	P_4 sin.	47,4	39,6	–
	M_1 sin.	60,0	42,8	–
	M_2 sin.	57,8	49,2	–
	M_3 sin.	70,2	51,8	–
	P_3 dext.	38,6	31,4	–
	P_4 dext.	48,0	40,0	–
	M_1 dext.	59,7	43,4	–
	M_2 dext.	58,0	49,5	–
	M_3 dext.	71,6	53,0	–

SMNS 42992 u. 42993 gehören vermutlich zu einem Individuum!

Tab. 18. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Schwarze Schicht")
Mandibel mit I, P_3–M_3 sin. und I, P_3–M_3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
41562	P_3 sin.	45,5	38,1	–
	P_4 sin.	57,1	46,6	–
	M_1 sin.	65,7	47,1	–
	M_2 sin.	69,8	59,0	–
	M_3 sin.	76,4	64,2	–
	P_3 dext.	50,8	38,2	–
	P_4 dext.	56,6	47,7	–
	M_1 dext.	66,3	46,6	–
	M_2 dext.	69,2	58,2	–
	M_3 dext.	76,7	62,2	–

Tab. 19. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 („Gelbe Schicht")
Mandibel mit I, P_3–M_3 sin. und I, P_3–M_3 dext.

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
41476	P_3 sin.	41,3	35,1	–
	P_4 sin.	52,5	44,3	–
	M_1 sin.	65,2	45,5	–
	M_2 sin.	65,3	53,7	–
	M_3 sin.	74,8	58,0	–
	P_3 dext.	41,9	34,5	–
	P_4 dext.	54,7	44,8	–
	M_1 dext.	66,3	45,0	–
	M_2 dext.	65,7	53,6	–
	M_3 dext.	75,4	58,5	–

Tab. 20. *Deinotherium bavaricum* – Langenau 1 (ohne Fundschichtangabe)
Einzelzähne

SMNS-Nr.	Position	L_{max} (mm)	B_{max} (mm)	Bemerkungen
44283	M^3 dext.	65,1	67,0	–
42834a	M_3 sin.	71,8	52,1	Mandibularfragment
42834b	M_3 dext.	71,6	54,3	Mandibularfragment

Tafel 1

Steneofiber depereti MAYET

Fig. 1. Mandibularfragment sin. mit P_4–M_2, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46902. – Ca. x1,5.

Fig. 2. Mandibularfragment dext. mit P_4–M_2, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46903. – Ca. x1,5.

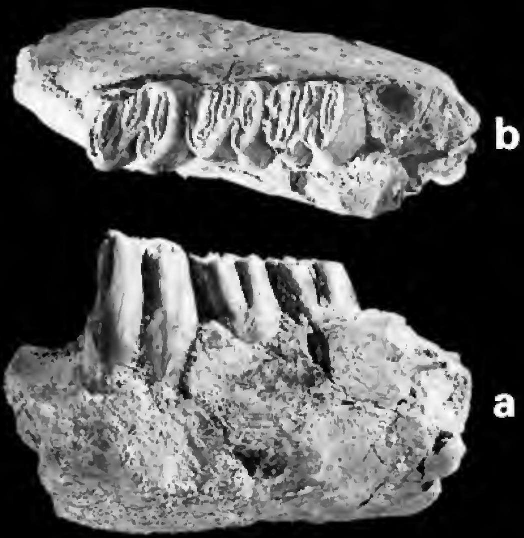
Hyainailouros sulzeri BIEDERMANN

Fig. 3. P_3-Fragment dext., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46904. – Ca. x1,5.

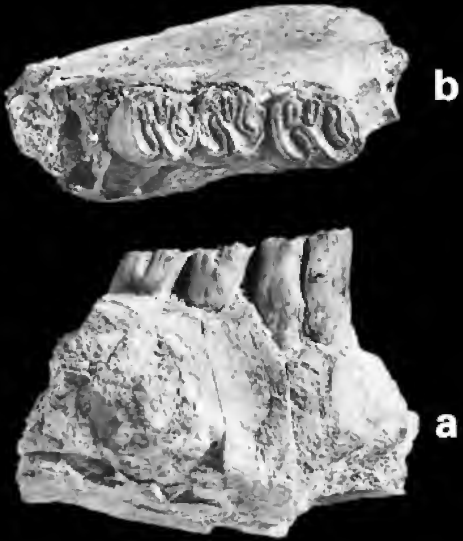
Cynelos cf. *helbingi* (DEHM)

Fig. 4. M_1-Fragment dext., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42957. – Ca. x1,5.

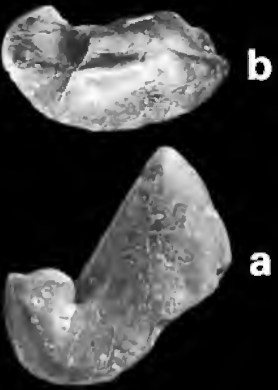
Fig. 5. M^1 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, MFVG. – Ca. x1,5.



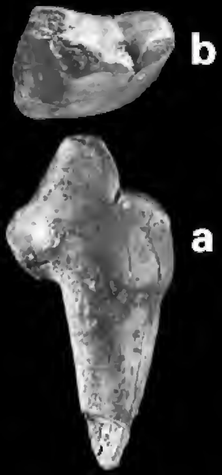
1



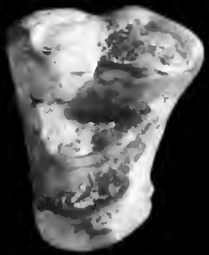
2



3



4



5

Tafel 2

Amphicyon cf. *major* BLAINVILLE

Fig. 1. M^2 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, MFVG. – Ca. x1,5.

Fig. 2. P^3 sin., a: linguale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46909. – Ca. x1,5.

Fig. 3. M_2 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46907. – Ca. x1,5.

Thaumastocyoninae indet.

Fig. 4. M^1 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42956. – Ca. x1,5.

Paratapirus cf. *intermedius* (FILHOL)

Fig. 5. P^4 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46781. – Ca. x1,5.

Fig. 6. M^3 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42987. – Ca. x1,5.

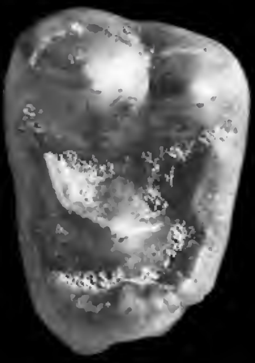
Plesiaceratherium lumiarense (ANTUNES & GINSBURG 1983)

Fig. 7. P^4-Fragment dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46751. – Ca. x1,0.

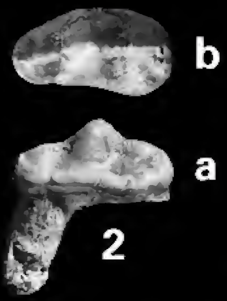
Fig. 8. $M^{1/2}$-Fragment dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42969a. – Ca. x1,0.

Fig. 9. D^2 dext. (mit Hypoblasie), occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46913. – Ca. x1,0.

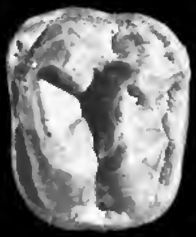
Fig. 10. Astragalus sin., proximale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46746. – Ca. x0,6.



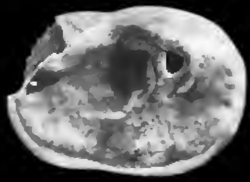
1



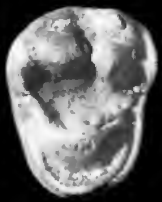
2



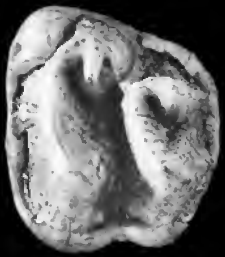
5



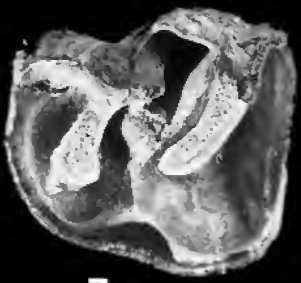
3



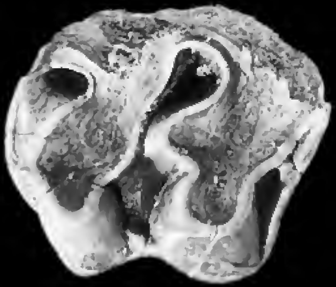
4



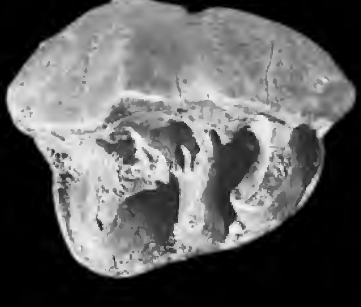
6



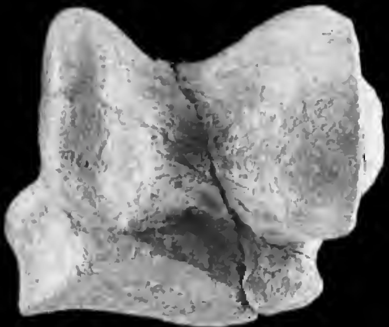
7



8



9



10

Tafel 3

Prosantorhinus cf. *douvillei* (Osborn)

Fig. 1. M^3 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46747. – Ca. x1,0.

Fig. 2. D^4 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46735. – Ca. x1,0.

cf. *Prosantorhinus germanicus* (Wang)

Fig. 3. M^3 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46736. – Ca. x1,0.

cf. *Diaceratherium aurelianense* (Nouel)

Fig. 4. M^2-Fragment dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46763. – Ca. x0,8.

Fig. 5. P^2 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46769. – Ca. x1,0.

Fig. 6. P^4 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46764. – Ca. x0,8.

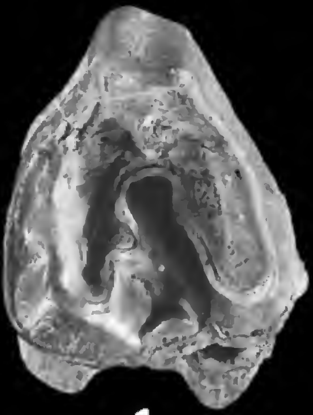
Fig. 7. $M_{\text{inf.}}$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42970c. – Ca. x1,0.

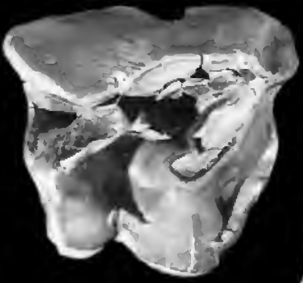
Fig. 8. $M_{\text{inf.}}$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46943. – Ca. x1,0.

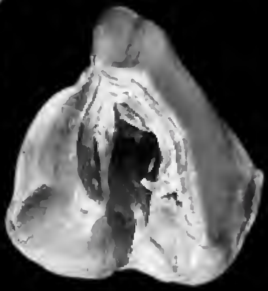
cf. *Prosantorhinus germanicus* (Wang)

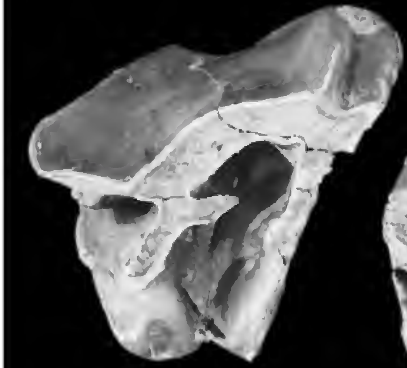
Fig. 9. $M_{\text{inf.}}$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46911. – Ca. x1,0.

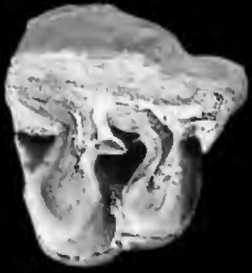
Fig. 10. $P_{3/4}$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46946. – Ca. x1,0.

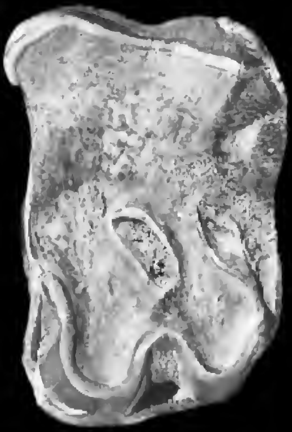

1

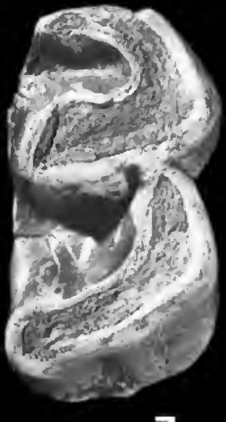

2

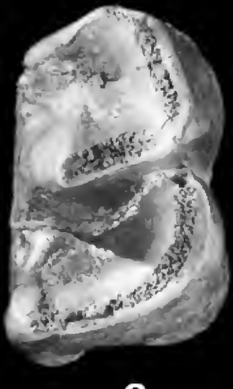

3

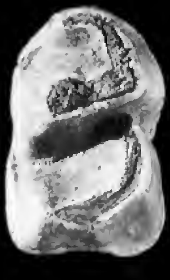

4

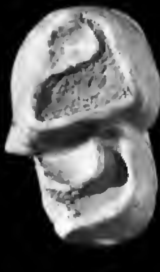

5


6


7


8


9


10

Tafel 4

Elomeryx borbonicus (GERVAIS)

Fig. 1. M^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, MFVG. – Ca. x1,5.

Aureliachoerus aurelianensis (STEHLIN)

Fig. 2. M^3 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46780. – Ca. x1,5.

Fig. 3. P^3 sin. (mit NH_4Cl bedampft), a: linguale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 40109. – Ca. x1,5.

Hyotherium soemmeringi H. v. MEYER

Fig. 4. M^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42984. – Ca. x1,5.

Fig. 5. M^2 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 45379. – Ca. x1,5.

Fig. 6. P^3 sin., a: linguale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46777. – Ca. x1,5.

Fig. 7. M_3 sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42980. – Ca. x1,5.

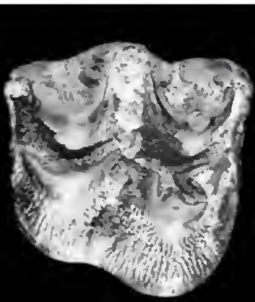
Bunolistriodon aff. *latidens* (BIEDERMANN)

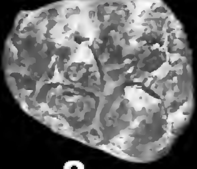
Fig. 8. $M^{1/2}$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46982. – Ca. x1,5.

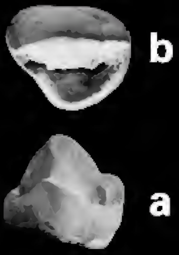
Fig. 9. M_3 sin., a: linguale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42986. – Ca. x1,5.

cf. *Ligeromeryx praestans* (STEHLIN)

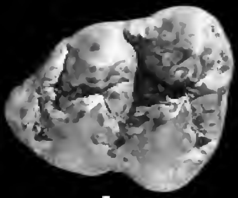
Fig. 10. Geweihpedikel dext., a: laterale Ansicht, b: anteriore Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46789. – Ca. x1,0.

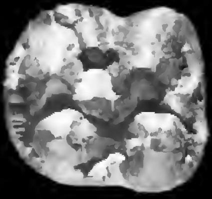

1

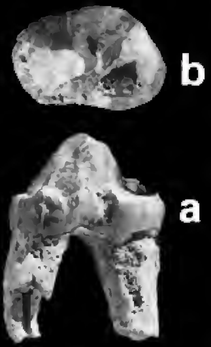

2



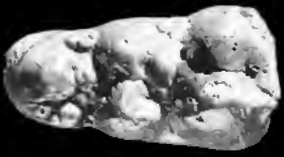
3

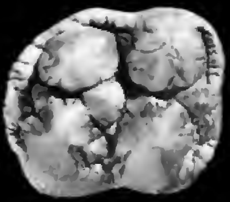

4

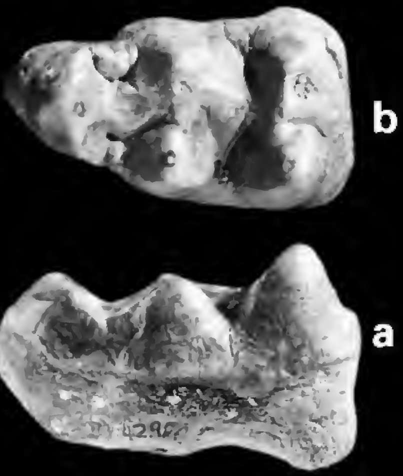

5



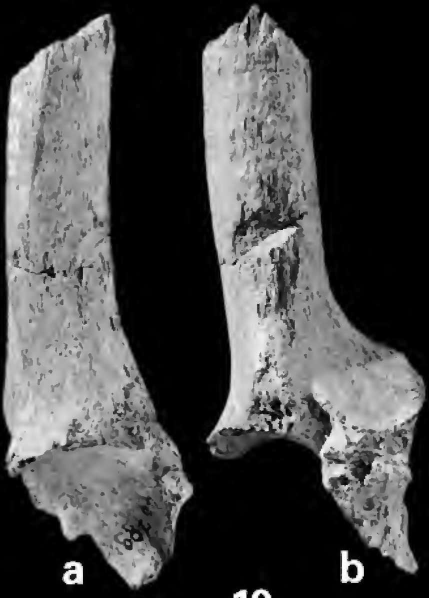
6


7


8



9



10

Tafel 5

Amphimoschus pontileviensis BOURGEOIS

Fig. 1. Maxillarfragment sin. mit M^1–M^3, occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46787. – Ca. x1,5.

Fig. 2. Mandibularfragment mit M_3 sin., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42951. – Ca. x1,5.

Fig. 3. M_3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 40100b. – Ca. x1,5.

Fig. 4. P_4 sin., a: linguale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42952. – Ca. x1,5.

Fig. 5. M_3 sin., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 40100a. – Ca. x1,5.

Dorcatherium vindobonense H. v. MEYER

Fig. 6. Mandibularfragment mit M_3 sin., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46928. – Ca. x1,5.

cf. *Dorcatherium guntianum* H. v. MEYER

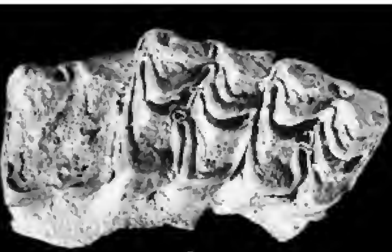
Fig. 7. Astragalus dext., dorsale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46879. – Ca. x1,5.

Palaeomeryx kaupi H. v. MEYER

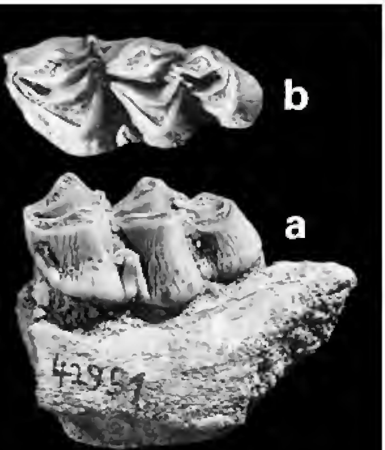
Fig. 8. M^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46782. – Ca. x1,5.

Gomphotherium cf. *angustidens* (CUVIER)

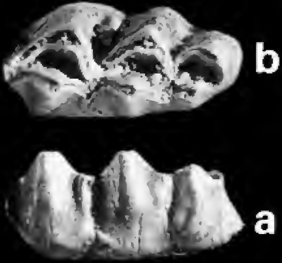
Fig. 9. M^3-Fragment sin., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46810. – Ca. x1,0.



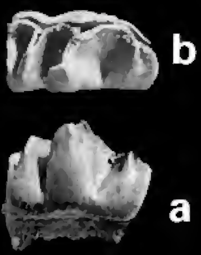
1



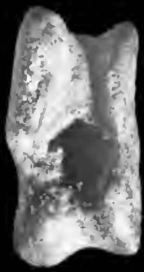
2



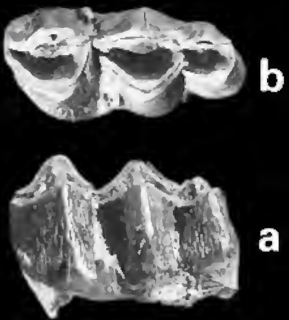
3



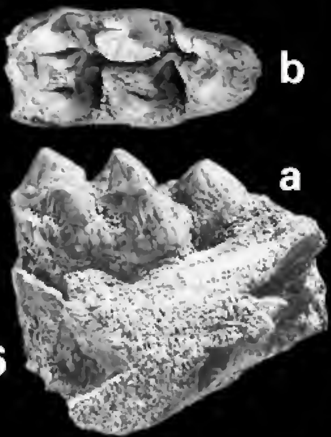
4



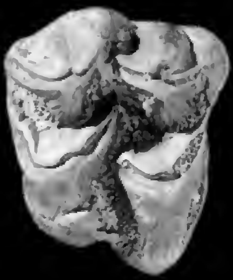
7



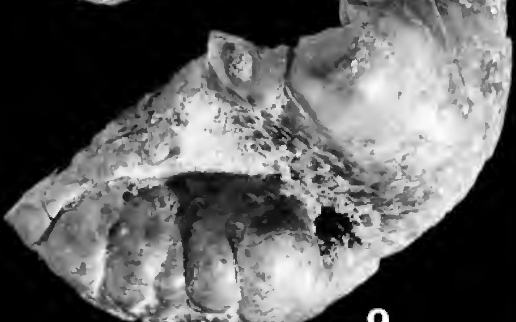
5



6



8

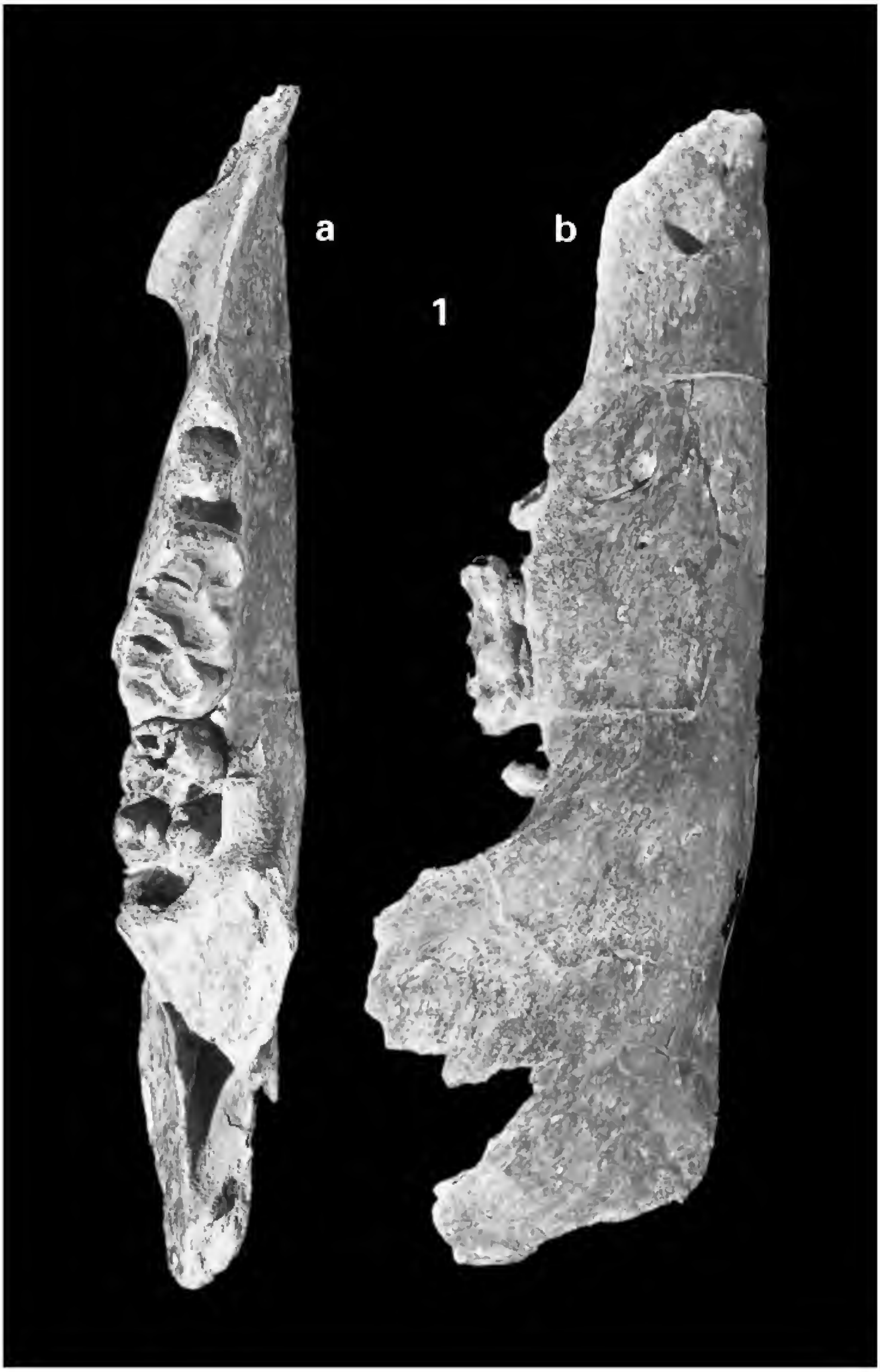


9

Tafel 6

Gomphotherium cf. *angustidens* (CUVIER)

Fig. 1. Mandibel-Ast dext. mit D_4–M_1, a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46808. – Ca. x0,4.


a
b
1

Tafel 7

Gomphotherium cf. *angustidens* (Cuvier)

Fig. 1. D^2 dext., a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46816. – Ca. x1,5.

Fig. 2. D^3 sin., a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46815. – Ca. x1,0.

Deinotherium bavaricum H. v. Meyer

Fig. 3. M$_2$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46800. – Ca. x0,8.

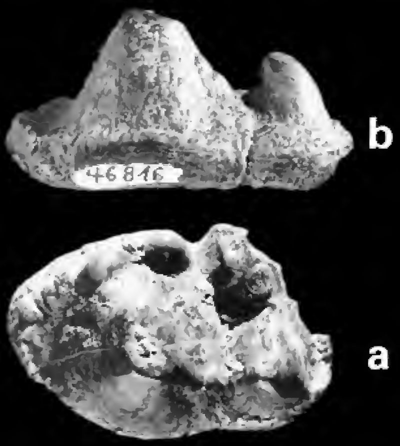
Fig. 4. P^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 42949. – Ca. x0,8.

Fig. 5. P$_4$ dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46802. – Ca. x0,8.

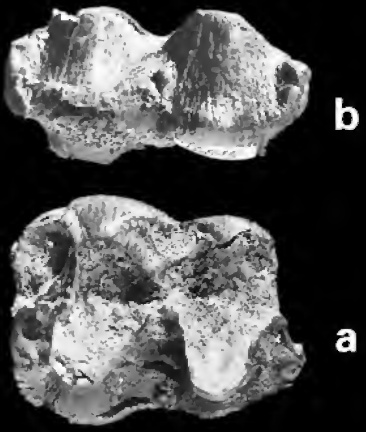
Metaxytherium cf. *medium* (Desmarest)

Fig. 6. M^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46930. – Ca. x1,2.

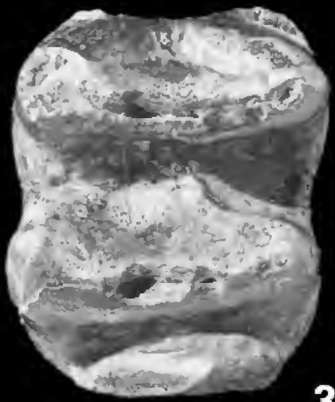
Fig. 7. M^3 dext., occlusale Ansicht, Egg.-Mh. 3, SMNS 46823. – Ca. x1,2.



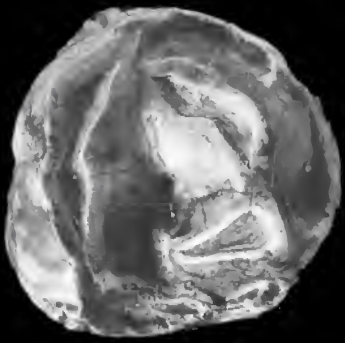
1



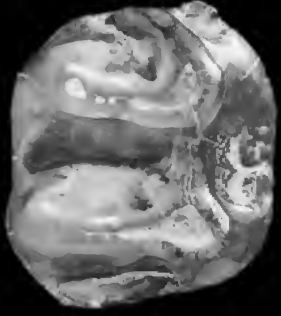
2



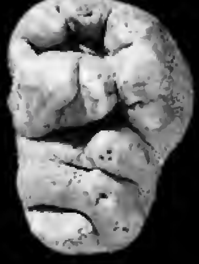
3



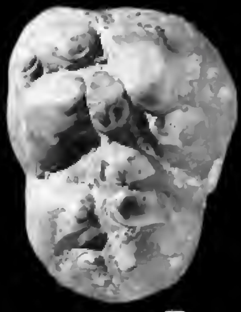
4



5



6



7

Tafel 8

Rhinocerotidae indet.

Fig. 1. Astragalus dext., proximale Ansicht; Fundstück mit anhaftendem Originalsediment (Feinkieskomponenten); Altheim-Breitenlauh 2, SMNS 46834. – Ca. x0,8.

Bunolistriodon aff. *latidens* (BIEDERMANN)

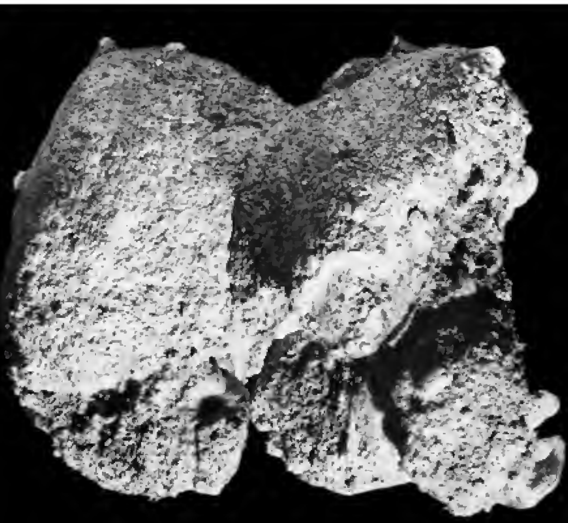
Fig. 2. Maxillarfragment sin. mit D^4–M^3, occlusale Ansicht, Grimmelfingen, SMNS 20250a. – Ca. x1,0.

Anchitherium aurelianense aurelianense ABUSCH-SIEWERT

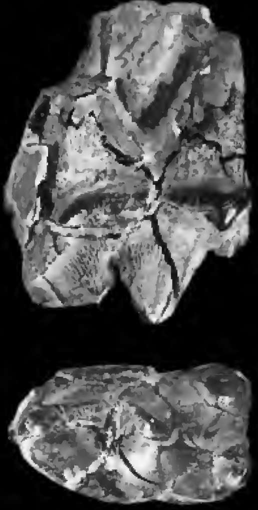
Fig. 3. Maxillarfragment sin. mit P^2–P^4, occlusale Ansicht; Fundstück noch eingebettet im Originalsediment („Paludinensandstein“) – rechts davon liegt ein Gastropodengehäuse von *Brotia escheri* (BRONGNIART); Illerkirchberg 1, SMNS 46869. – Ca. x1,0.

Amphicyon major BLAINVILLE

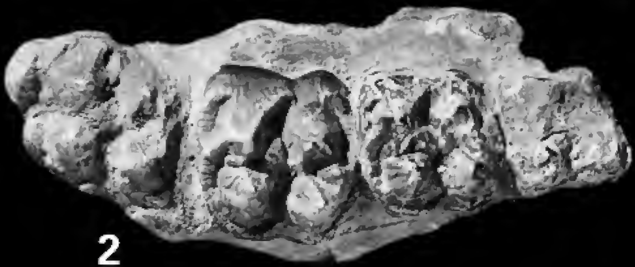
Fig. 4. P^4 sin., a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht; Illerkirchberg 1, SMNS 46843. – Ca. x1,0.



1

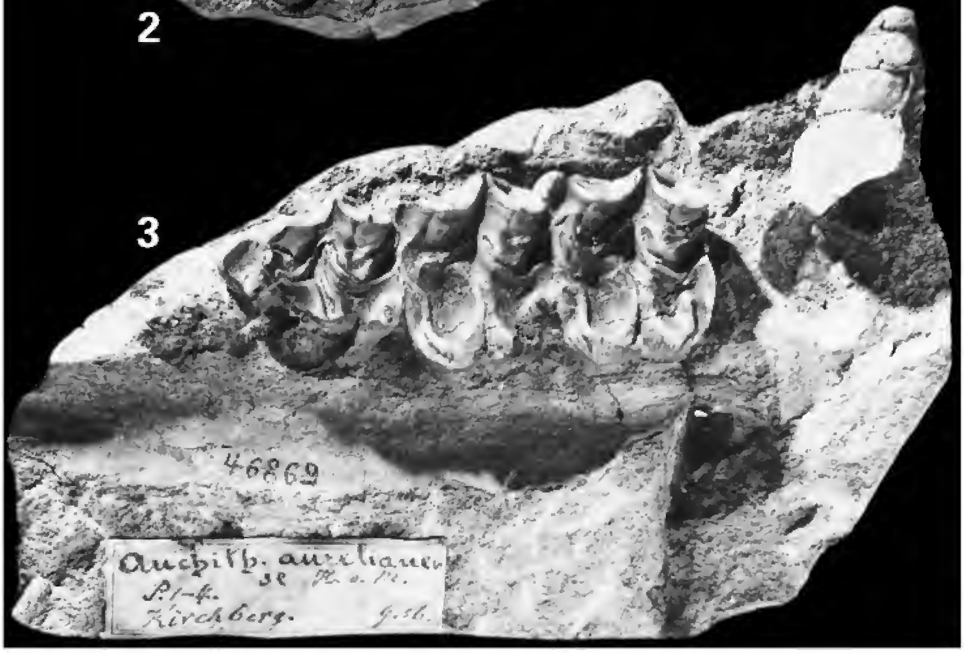


4



2

3


46869
Anchith. aurelianen
se H. v. M.
P.1-4.
Kirchberg.
9.56.

Tafel 9

Bunolistriodon lockharti (POMEL)

Fig. 1. $C^{sup.}$ dext., laterale Ansicht, Gerlenhofen, SMNS 20271. – Ca. x0,8.

Gomphotherium cf. *subtapiroideum* (SCHLESINGER)

Fig. 2. M_2-Fragment sin., occlusale Ansicht, Baggersee Freudenegg „3“ (?Gerlenhofener Sande), Coll. MICK/Wullenstetten. – Ca. x0,8.

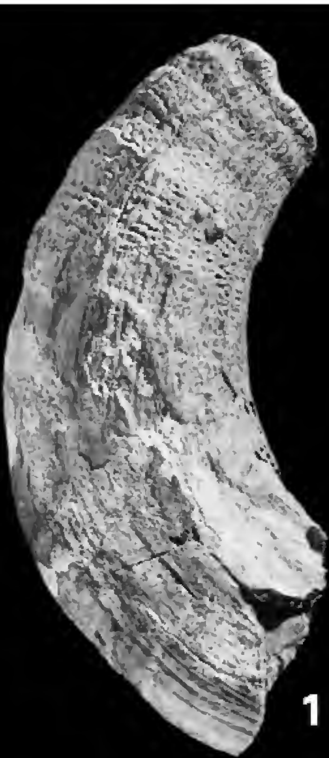
Anchitherium aurelianense (CUVIER)

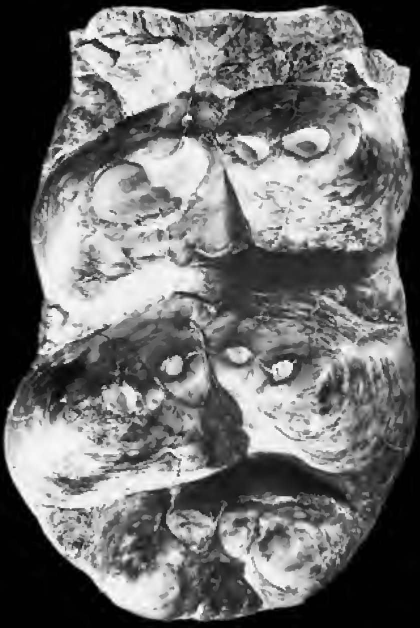
Fig. 3. P_2 dext., occlusale Ansicht, Baggersee Freudenegg „1“ (?OMM), Coll. MICK/Wullenstetten. – Ca. x1,5.

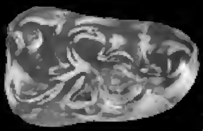
Hyainailouros sulzeri BIEDERMANN

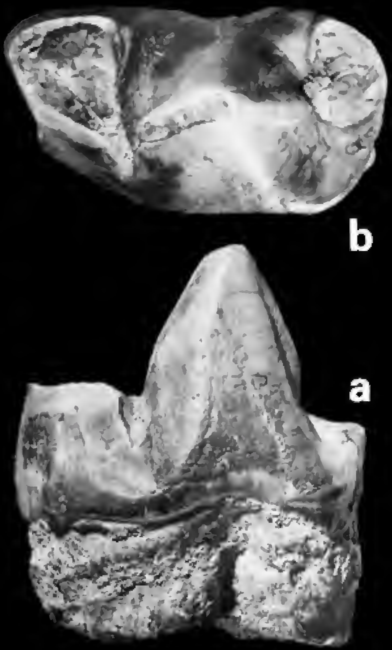
Fig. 4. Astragalus dext., distale Ansicht, Baggersee Freudenegg „2“ (?Grimmelfinger Schichten), Coll. MICK/Wullenstetten . – Ca. x0,8.

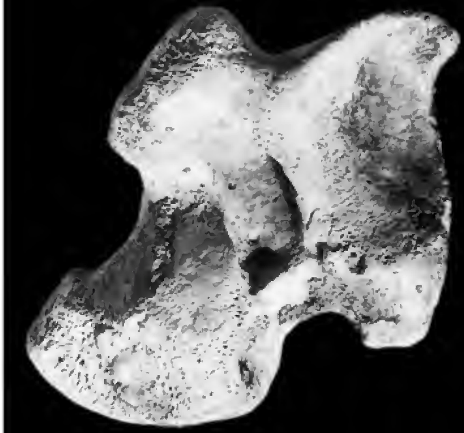
Fig. 5. M_2 sin., a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Baggersee Freudenegg „2“ (?Grimmelfinger Schichten), Coll. MICK/Wullenstetten. – Ca. x1,0.


1


2


3




4

5

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 311	6 S., 2. Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 30. 11. 2001

Ein neuer *Cricetodon* aus dem Miozän von Petersbuch bei Eichstätt

A new *Cricetodon* from the Miocene of Petersbuch near Eichstätt

Von Michael Rummel, Weißenburg i.B.

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

In several carst and molasse faunas of the middle Miocene a large species of *Cricetodon* is represented for which different names have been used in the literature. Comparisons with other representatives of the genus *Cricetodon* indicate a new species named herein. *Cricetodon jumaensis* n. sp. to our current knowledge is restricted to the biostratigraphic units MN 6 and MN 7/8 showing a slight morphologic change.

Zusammenfassung

In mehreren Karst- und Molassefaunen des Mittelmiozäns tritt eine große *Cricetodon*-Art auf, die unter verschiedener Bezeichnung in der Literatur genannt wird. Nach Vergleichen mit verschiedenen Vertretern der Gattung *Cricetodon* wird dieser Großhamster neu benannt. *Cricetodon jumaensis* n. sp. ist, soweit bisher bekannt, auf den biostratigraphischen Bereich MN6 und MN7/8 beschränkt, wobei eine geringe Merkmalsänderung auftritt.

Key words: Mammalia, Cricetodontini, Miocene, Petersbuch, Germany.

Einleitung

Eine *Cricetodon*-Art aus dem Miozän Süddeutschlands, welche bereits mehrfach in der Literatur unter der Bezeichnung *Cricetodon jotae* angeführt wurde, wird speziell nach Vergleichen mit Zahn-Material von der Lokalität Manchones als eigenständige Art *Cricetodon jumaensis* n. sp. neu benannt.

Die artliche Bestimmung der verschiedenen *Cricetodon*-Arten setzt meist eine größere Materialmenge mit verschiedenen Zahnpositionen voraus. Bei der neuen Art eignet sich neben den M1 und m1 insbesondere der M3 zur Abgrenzung gegenüber anderen *Cricetodon*-Arten. *Cricetodon jumaensis* n. sp. konnte bisher an verschiedenen Fundstellen in Süddeutschland und in der Schweiz nachgewiesen werden.

Dank

Für die Ausleihe von *Cricetodon jotae*-Material der Lokalität Manchones bedanke ich mich bei Herrn Dr. Hans de Bruijn, Utrecht. Herrn Dr. D. Kälin, Zollikofen, und Herrn Dr. T. Bolliger, Winterthur, bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts zu Dank verpflichtet.

Cricetodon jumaensis n. sp.

v *Cricetodon* sp. – ENGESSER 1980, S. 286, Abb. 114.
v *Cricetodon jotae*. – HEISSIG 1989, S. 250.
pars *Cricetodon* sp. – BOLLIGER & RUMMEL 1994, S. 243, 250.
v *Cricetodon* cf. *sansaniensis*. – BOLLIGER 1994, S. 127, Tab. 2; RUMMEL 1995, S. 120.
v *Cricetodon* aff. *jotae*. – RUMMEL 1999, S. 363; 2000, S. 158 ff., Taf. 1, Fig. 12.

Holotypus: rechter M1, Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt a. M., Inv.-Nr. SMF 2000/254. Orig. zu RUMMEL 2000, Taf. 1, Fig. 12.

Locus typicus: Karstfüllung Petersbuch 18 im Steinbruch der Firma JUMA bei Petersbuch.

Stratum typicum: Mittelmiozän, MN6-MN7/8.

Derivatio nominis: Nach der Firma JUMA, Gungolding, für die Erlaubnis zur Materialbergung und für die wertvolle Unterstützung bei dieser Tätigkeit im werkseigenen Steinbruch bei Petersbuch.

Weiteres Belegmaterial: Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt a. M., Inv.-Nr. SMF 2000/251–253, 255–256. Das bearbeitete Material der Typlokalität befindet sich in der Sammlung des Autors (RUMMEL 2000, 159ff).

Weitere Vorkommen: In den Karstfaunen von Petersbuch 6 und Petersbuch 35, sowie an den Schweizer Lokalitäten Schmidrüti und Anwil, zudem aus der süddeutschen Molassefundstelle Laimering 4 (RUMMEL 2000).

Diagnose. – Großer Vertreter der Gattung *Cricetodon*. Die Quergrate der unteren Molaren sind überwiegend kurz ausgebildet. Meistens ist am m1 neben dem Metalophulid I auch ein Metalophulid II entwickelt. Der Anteroconus des M1 ist massig und gespalten. Der Anterolophulus verbindet sich mit dem lingualen Anteroconus-Höcker. Ein lingualer Quersporn ist häufig vorhanden. Die Postectolophe sind am M1 kurz und beim M2 und M3 halblang ausgebildet. Der M3 ist im posterioren Bereich nicht in der Breite reduziert, der Posteroloph ist halblang. Es tritt vereinzelt eine Dreiwurzeligkeit am m2 auf.

Beschreibung des Holotypus. – Der rechte M1 zeigt einen massigen Anteroconus, der anterior gefurcht ist. Der Anterolophulus ist kräftig ausgebildet. Der linguale Anteroloph-Arm reicht bis an den lingualen Zahnrand, wo er in einem kleinem Styl endet. Der Postectoloph ist halblang und der Mesoloph endet an der anterioren Metaconus-Flanke. Ein lingualer Quersporn fehlt bei diesem Exemplar. Der Zahnschmelz ist teilweise gerunzelt.

Beschreibung der Gesamtpopulation. – Eine Beschreibung von *Cricetodon* der Fundstellen Petersbuch 6, Petersbuch 18 und Petersbuch 35 sowie eine Darstellung der Merkmals-Variabilität erfolgte bereits (RUMMEL 2000).

Differentialdiagnose

Cricetodon jumaensis wird verglichen mit *C. meini*, *C. aureus*, *C. bolligeri*, *C. jotae*, *C. albanensis* und *C. sansaniensis*.

Die artliche Unterscheidung der *Cricetodon*-Arten wird überwiegend am M1 oder m1 vorgenommen. Bei der Abgrenzung von *Cricetodon jumaensis* gegenüber *Cricetodon jotae* und *Cricetodon albanensis* ist zudem auch der M3 sehr gut geeignet. Neben der größeren Dimension zeichnet sich der letzte obere Molar von *Cricetodon jumaensis* gegenüber diesen beiden Arten durch einen primitiveren Habitus aus (vgl. Tab. 1).

Unterschiede zu *Cricetodon meini* (Vieux Collonges):
- *C. jumaensis* besitzt größere Zahnmaße.
- Am m1 tritt bei *C. meini* ein Ectomesolophid häufiger auf, gleiches gilt für den „Hypoconid-Sporn“ der unteren Molaren.
- Eine Einschnürung oder Einkerbung am posterioren m1-Bereich zwischen Hypoconid und Posterolophid bei *C. meini* fehlt oder ist nicht in dem Maß ausgebildet wie bei der neuen Art.
- Das Mesolophid der unteren Molaren ist im Durchschnitt bei *C. meini* etwas länger.
- Die Postectolophe der oberen Molaren von *C. jumaensis* sind deutlich länger als diejenigen von *C. meini.*
- Der relativ selten bei *C. jumaensis* auftretende Entomesoloph am M1 fehlt bei *C. meini.*
- Während bei *C. meini* nur ein Protolophulus II vorhanden ist, kann bei *C. jumaensis* zusätzlich ein Protolophulus I am M1 entwickelt sein.

Unterschiede zu *Cricetodon aureus* (Vieux Collonges):
- *C. jumaensis* ist geringfügig größer als *C. aureus.*
- Während ein labialer Anteroconus-Sporn am M1 bei *C. jumaensis* auftreten kann, fehlt dieser bei *C. aureus.*
- Das Metalophulid I des m1 tritt bei *C. jumaensis* häufiger auf als das Metalophulid II, bei *C. aureus* ist es umgekehrt.

Unterschiede zu *Cricetodon* aff. *aureus* (Petersbuch 39):
- Die Zahnmaße von *C. jumaensis* sind größer.
- Ein Entomesoloph am M1 kann bei *C.* aff. *aureus* auftreten, fehlt aber bei *C. jumaensis.*
- Das Postectoloph am M3 von *C.* aff. *jumaensis* ist deutlich länger ausgebildet als bei *C.* aff. *aureus.*

Unterschiede zu *Cricetodon jotae* (Manchones):
- Die M3 beider Arten unterscheiden sich deutlich voneinander. Während der M3 von *C. jumaensis* eine primitive Morphologie aufweist (langgestreckte Form und einen langen Mesoloph), ist der hintere Molar von *C. jotae* deutlich im posterioren Bereich in der Breite reduziert (ein Mesoloph fehlt meistens oder ist nur kurz entwickelt).
- *C. jumaensis* zeigt eine deutlich größere Dimension der Molaren.
- Ein Antectoloph am M 1 fehlt bei der neuen Art im Gegensatz zu *C. jotae*, bei der dieses Element vereinzelt auftreten kann.
- Der Anteroconus am M1 ist bei *C. jumaensis* breiter und massiger.
- Während am M1 bei *C. jumaensis* deutliche linguale Quersporne auftreten, fehlen diese bei der Art von Manchones.
- Die Postectolophe am M1 bei *C. jumaensis* sind im Durchschnitt länger ausgebildet als bei *C. jotae.*

- Der m1 von *C. jumaensis* weist ein breiteres und massigeres Anteroconid mit einem häufiger auftretenden lingualen Anterolophid-Arm auf als *C. jotae*.
- Bei *C. jotae* ist ein Metalophulid I häufiger als bei der Art von Petersbuch.

Unterschiede zu *Cricetodon bolligeri* (Petersbuch 10):

- *C. jumaensis* besitzt die größeren Zähne.
- *C. jumaensis* fehlen die für *C. bolligeri* typischen, stark ausgeprägten Stylide bzw. Style an den Molaren.
- Ein labialer Anteroconus-Sporn/Antectoloph am M1, welcher bei *C. bolligeri* deutlich entwickelt ist, fehlt bei *C. jumaensis* weitgehend.
- Der M3 von *C. bolligeri* ist relativ modern, zeigt allenfalls einen kurzen Mesoloph und weist eine Verschmelzung von Hypo- und Metaconus auf, alles Merkmale, welche bei *C. jumaensis* fehlen.

Unterschiede zu *Cricetodon albanensis* (La Grive M):

- Im Gegensatz zu *C. jumaensis* zeigt der M1 von *C. albanensis* seine maximale Breite an der Linie Para-/Protoconus, während bei *C. jumaensis* die Breite an den vier Haupthöckern gleich ist.
- Der M3 von *C. albanensis* ist im Unterschied zur süddeutschen Art durch eine deutliche Breitenreduktion im posterioren Zahnbereich und durch das Fehlen eines Mesolophs und Posterolophs gekennzeichnet.
- Ein labialer Anteroconus-Sporn am M1 ist im Gegensatz zu *C. jumaensis* bei *C. albanensis* häufig und kräftig entwickelt.
- *C. jumaensis* zeigt gegenüber *C. albanensis* eine geringeren Hypsodontie.
- Der m2 ist bei *C. jumaensis* weniger häufig 3-wurzelig, als dies bei *C. albanensis* der Fall ist.

Unterschiede zu *Cricetodon sansaniensis* (Sansan):

- Die Zähne von *C. jumaensis* sind größer dimensioniert als diejenigen von *C. sansaniensis*.
- Gegenüber *Cricetodon jumaensis* zeigt der m1 von *Cricetodon sansaniensis* (Sansan) häufiger ein Metalophulid II.
- Ein Metalophulid I tritt häufiger (ohne Metalophulid II) am m1 bei *C. jumaensis* auf, bei *C. sansaniensis* ist es das Metalophulid II (ohne Metalophulid I).
- Der Anteroconus des M1 von *C. jumaensis* ist massiger und breiter ausgebildet.
- Der Postectoloph am M3 ist bei *C. jumaensis* länger ausgebildet als bei *C. sansaniensis*.

Unterschiede zu *Cricetodon* aff. *sansaniensis* (Petersbuch 31):

- Der M3 ist bei *C. jumaensis* deutlich primitiver entwickelt mit langem Mesoloph und einer fehlenden Reduzierung in der Breite des posterioren Zahnbereiches.
- Die oberen Molaren zeigen kürzere Postectolophe als bei *C.* aff. *sansaniensis*, gleiches gilt für die Länge des Mesolophs am M1 und am M2.
- Ein Metalophulid I am m1 fehlt weitgehend.
- Die Mesolophide am m2 und besonders am m3 sind deutlich länger entwickelt.

Entwicklungstendenzen:

Cricetodon jumaensis nimmt in den Faunen Petersbuch 18, Petersbuch 6 und Petersbuch 35, in dieser Reihenfolge der Lokalitäten, an Größe zu. Das kombinierte Auftreten eines Metalophulid I und II tritt an der jüngsten der drei Fundstellen, Petersbuch 35 häufiger auf als an den beiden älteren. Der Mesoloph am M1 nimmt an

Länge ab und der linguale Quersporn ist seltener zu beobachten. Die Anzahl der m2 mit 3 Wurzeln steigt. Diese Umstände scheinen die Alterseinstufung bzw. die Altersabfolge dieser Lokalitäten Petersbuch 18 (MN7/8) – Petersbuch 6 (MN7/8) – Petersbuch 35 (MN 8) zu bestätigen. Ein Vergleich von *Cricetodon jumaensis* der Schweizer Lokalität Schmidrüti (höchste MN 6) mit dem Material von Petersbuch 35 zeigt ein annähernd vergleichbares Entwicklungsniveau, sieht man von der etwas größeren Dimension des m1 im Schweizer Material ab.

Die Variabilität von *Cricetodon jumaensis* sowie ein Vergleich mit *Cricetodon jotae* und *Cricetodon albanensis* sind in Tab. 1 dargestellt.

Tab. 1. Merkmalsdarstellung von *Cricetodon jumaensis* von Petersbuch, *Cricetodon jotae* von Manchones und *Cricetodon albanensis* von La Grive M
Mw=Mittelwert; L=Länge, B=Breite, -/+= fehlt meist, kann aber auch vorhanden sein.

Lokalität	**Petersbuch 6**	**Petersbuch 18**	**Petersbuch 35**	**La Grive M**	**Manchones**
MN-„Zone“	7/8	7/8	8	7/8	6
Art	*Cricetodon jumaensis*	*Cricetodon jumaensis*	*Cricetodon jumaensis*	*Cricetodon albanensis*	*Cricetodon jotae*
Maße: Mw. LxB, m1	2,70 x 1,77	2,80 x 1,83	2,88 x 1,92	2,96 x 1,84	2,53 x 1,70
Maße: Mw. LxB, m3	2,55 x 1,88	2,71 x 2,01	2,60 x 2,09	2,63 x 1,93	2,29 x 1,80
Maße: Mw. LxB, M1	3,24 x 2,10	3,32 x 2,13	3,49 x 2,27	3,63 x 2,20	3,29 x 2,04
Maße: Mw. LxB, M3	-	2,18 x 1,97	2,14 x 2,06	2,07 x 1,96	1,86 x 1,73
Mesolophid m1	1/3-lang	fehlt bis lang	fehlt	fehlt bis kurz	fehlt bis sehr kurz
Ectomesolophid m1	-/+	-/+	-/+	fehlt	fehlt bis sehr kurz
Metalophulid I/II m1	I + II	I + II	I + II	I + II	I + II
Anzahl d. Wurzeln m2	2	2	2 u. 3	2 u. 3	2 u. 3
Mesolophid m3	halblang	halblang	lang	fehlt oder 3/4-lang	fehlt bis kurz
“Hypoconid-Sporn“ mx	meist vorh.	z. T. vorhanden	fehlt	fehlt	vorhanden, schwach
Anteroconus M1	massig	massig	rel. schmal	breit, massig	rel. klein
Mesoloph am M1	fehlt / 1/2-lang	kurz oder 1/2-lang	fehlt / kurz	meist 1/2-lang	sehr kurz bis kurz
Entomesoloph am M1	fehlt	fehlt	selten	fehlt	fehlt
Postectoloph M1	fehlt / 1/2-lang	kurz bis 1/2-lang	fehlt bis 1/2-lang	meist 1/2-lang	fehlt bis lang
Protolophulus I/II M1	II	II/I	II	II	I/II
lab. Anteroc.-Sporn M1	-/+	-/+	+	meist 1/2-lang	fehlt bis kurz
ling. Quersporn M1	-/+	+/-	fehlt	fehlt meist	fehlt
Meta-/Hypoc. am M3	-	separat	separat	separat	separat
Postectoloph am M3	-	lang	lang	1/2-lang – lang	fehlt bis lang
Mesoloph am M3	-	meist lang	lang	fehlt meist	fehlt bis 1/2-lang
Posteroloph am M3	-	halblang	halblang	fehlt bis +/-	fehlt bis sehr kurz
Morphologie M3	-	primitiv	primitiv	gering progressiv	gering progressiv

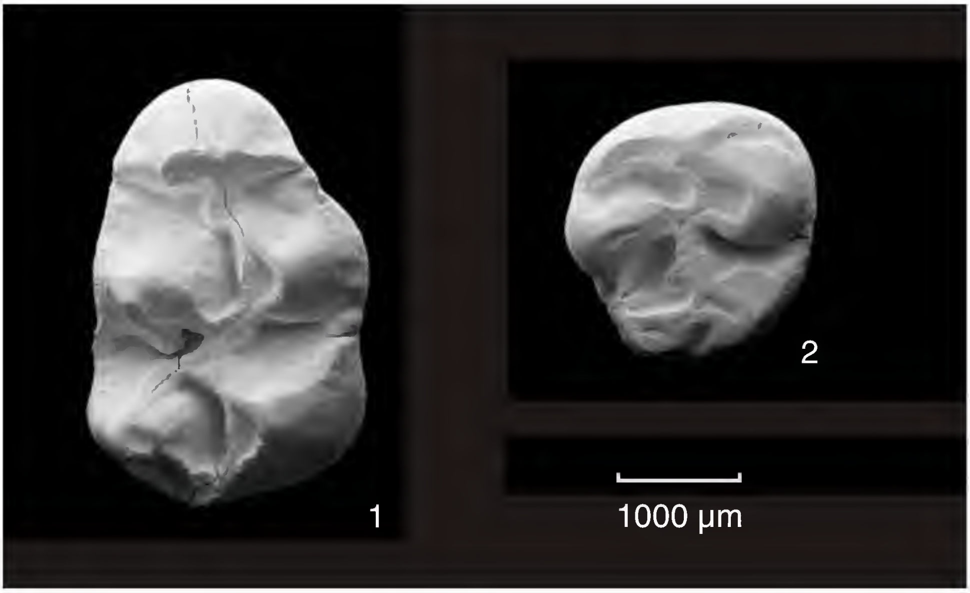


Abb. 1. *Cricetodon jumaensis* n. sp., rechter M1, Holotypus, SMF 2000/254.
Abb. 2. *Cricetodon jumaensis* n. sp., rechter M3, SMF 2000/256.

Literatur

Bolliger, T. & Rummel, M. (1994): Säugetierfunde aus Karstspalten – die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Petersbuch, Südliche Frankenalb (Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 239–264, 6 Abb., 2 Taf.; München.

Engesser, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. naturforsch. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

Heissig, K. (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Geologica Bavarica, **94**: 239–257, 5 Abb.; München.

Rummel, M. (1995): *Cricetodon bolligeri* n. sp. ein neuer Cricetide aus dem Obermiozän von Petersbuch bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 109–123, 8 Abb., 1 Taf.; München.

Rummel, M. (1999): Tribe Cricetodontini. – *In*: Rössner, G., & Heissig, K. (Hrsg.): The miocene land mammals of Europe. S. 359–364; München (Pfeil).

Rummel, M. (2000): Die Cricetodontini aus dem Miozän von Petersbuch bei Eichstätt. Die Gattung *Cricetodon* Lartet 1851. – Senckenbergiana lethaea, **80**: 149–171; Frankfurt a.M.

Anschrift des Verfassers:

Dr. M. Rummel, Römerstr. 17, D-91781 Weißenburg.
E-mail: mi-ru@t-online.de

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 312	21 pp., 9 figs.	Stuttgart, 30. 11. 2001

New Stephanoceratids (Ammonitina) from the Lower Bajocian of Bruton (Somerset, S England) and Achdorf (Wutach area, SW Germany)

By Volker Dietze, Riesbürg, Robert B. Chandler, Purley,
Günter Schweigert, Stuttgart and Wolfgang Auer, Altlussheim

With 9 figures

Abstract

A new stephanoceratid ammonite species, *Riccardiceras richardsoni* n. sp. is described from the Lower Bajocian of S England and SW Germany. The holotype comes from the Inferior Oolite, Laeviuscula Zone, Sayni Subzone (ammonite faunal horizon Bj-7a) of Bruton, Somerset. Another homoeomorphic stephanoceratid is reported from the same bed and differs from *Riccardiceras* by its coronate-cadiconic juvenile stage. It is placed in a new genus, *Westermannites* n. g. (type species: *Coeloceras limatum* Pompeckj), and a new species, *Westermannites brutonensis* n. sp., is erected.

A cf.-record of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. from SW Germany is reported from the "Unterer Wedelsandstein" Member of the Wutach area. Its stratigraphical level is a calcareous arenite bed within the Ovale Zone.

Zusammenfassung

Eine neue Art der Stephanoceraten-Gattung *Riccardiceras*, *R. richardsoni* n. sp., wird aus dem Unter-Bajocium von Südengland und Südwestdeutschland beschrieben. Der Holotypus stammt aus dem Inferior Oolite von Bruton/Somerset. Die Art tritt dort in der Laeviuscula-Zone auf (Sayni-Subzone, Ammoniten-Faunenhorizont Bj-7a). Eine homöomorphe Art aus derselben Fundschicht unterscheidet sich durch eine völlig andere Skulpturentwicklung mit einem coronat-cadiconen Juvenilstadium. Sie wird der neu eingeführten Gattung *Westermannites* n. g. (Typusart: *Coeloceras limatum* Pompeckj) zugeordnet und als *W. brutonensis* n. sp. beschrieben.

Im Wutachgebiet fand sich ein cf.-Exemplar von *R. richardsoni* n. sp. im Unteren Wedelsandstein. Das Fundniveau dieses Stücks war eine Kalksandsteinbank innerhalb der Ovale-Zone.

1. Introduction

The finding of a previously unrecorded stephanoceratid ammonite (Fig. 5) from the Lower Wedelsandstein Member ("Unterer Wedelsandstein", Lower Bajocian, Ovale Zone) of the Wutach area by one of us (W. Auer) provided impetus for this paper. Our observations confirm that this specimen is close to the lectotype of "*Coeloceras*" (= *Riccardiceras*) *longalvum* Vacek (1886, pl. 17, fig. 1) that comes from the Upper Aalenian of Capo San Vigilio at Lake Garda (N Italy). But there are important morphological differences that preclude it being placed in synonymy with it. During an investigation of the Inferior Oolite at Lusty railway cutting, Bruton (Somerset), one of us (R. B. Chandler) collected other specimens of stephanoceratids, one of which is almost identical with the Wutach specimen and may be regarded as con-specific, but of slightly later age. Another specimen from the same horizon was at first also thought to be the same taxon, closer examination, however, showed it to be a homoeomorph with subtile, but important differences in morphology. The stephanoceratids from Bruton come from the Lower Bajocian (Laeviuscula Zone, Sayni Subzone, see fig. 1).

The specimen of *Riccardiceras* from the Wutach area has been placed in the collection of the SMNS. The stephanoceratids from Bruton in the care of R. B. Chandler are part of Sedgwick Museum, Cambridge. Casts of the holotypes of *R. richardsoni* n. sp. and *W. brutonense* n. g. n. sp. are stored at the SMNS.

Acknowledgements

Dr G. Schairer (BSPM, Munich) kindly provided photographs of an ammonite, Dr F. Stojaspal (GBA, Vienna) loaned type specimens. We are indebted to the Wessex Cephalopod Club who undertook extensive excavations at Lusty cutting, Bruton. We thank British Rail for their consent to work on their property and Mr Brian Foot of Bruton, who acted as British Rail's safety guard throughout the work. Prof. J. H. Callomon (London) assisted in preparing the section of Bruton. Dr G. Dietl provided constructive comments regarding this work and the stratigraphy of the Middle Jurassic in the Wutach area.

Abbreviations:

d	diameter of shell [mm]
h	height of last whorl [mm]
w	width of shell [mm]
u	width of umbilicus [mm]
n/2	number of secondary ribs per half a whorl
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany
GBA	Geologische Bundesanstalt, Vienna, Austria
SMC	Sedgwick Museum, Cambridge, UK
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany

2. Description of a new species of the genus *Riccardiceras*

Family Stephanoceratidae Neumayr, 1875

Genus *Riccardiceras* Westermann, 1995 [M]

Type species: *Coeloceras longalvum* Vacek, 1886.

Other species attributed to *Riccardiceras*: *Coeloceras longalvum* var. *trapanica* Renz, *Riccardiceras richardsoni* n. sp., *Stephanoceras telegdirothi* Gézcy, *Docidoceras perfectum* Buckman.

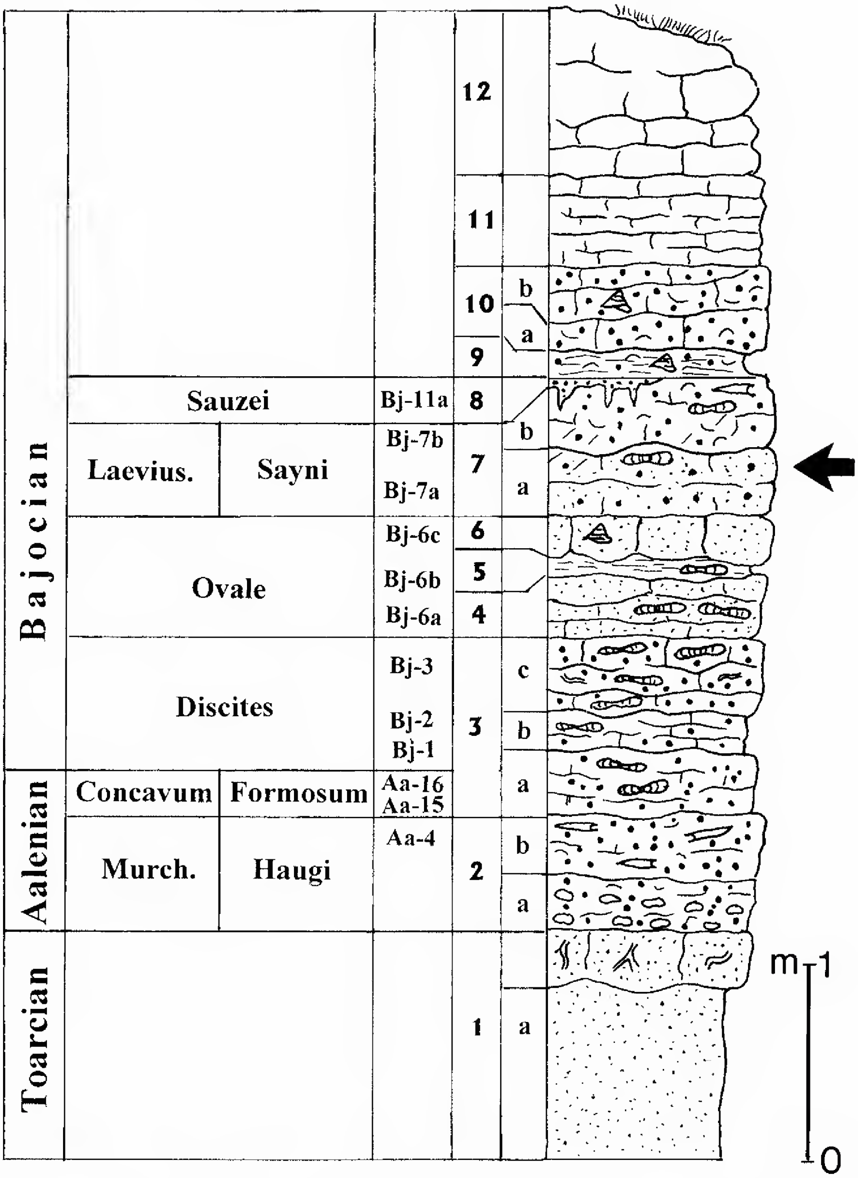

Bajocian
Aalenian
Toarcian
Sauzei
Laevius.
Sayni
Ovale
Discites
Concavum
Formosum
Murch.
Haugi
Bj-11a
Bj-7b
Bj-7a
Bj-6c
Bj-6b
Bj-6a
Bj-3
Bj-2
Bj-1
Aa-16
Aa-15
Aa-4
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
a
b
c
m
1
0

Fig. 1. Occurrence of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. and *Westermannites brutonensis* n. g. n. sp. in the section of Lusty cutting near Bruton, Somerset, adapted from UHL (2000, after CALLOMON, unpublished).

Emended diagnosis. – Large serpenticonic stephanoceratids with circular whorl section, biplicate-serpenticonic throughout, beginning already in the innermost whorls and lacking a coronate-cadiconic juvenile stage. Tubercles on the dividing points of the ribs absent or developed only in the intermediate ribbing stage. The ribs cross the venter without interruption.

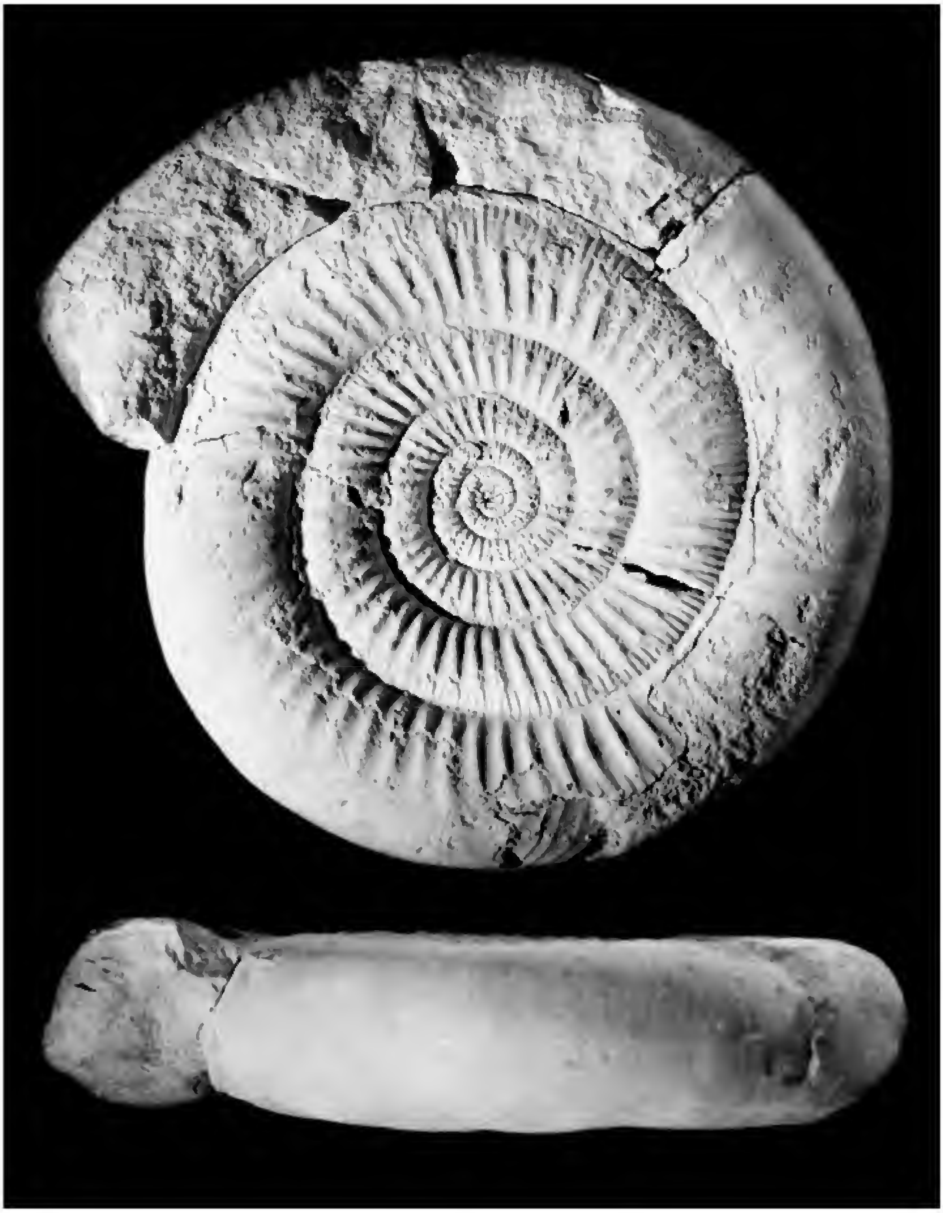


Fig. 2. *Riccardiceras richardsoni* n. sp., holotype, lateral and ventral views. Inferior Oolite, bed 7a in section of Fig. 1; Lower Bajocian, Laeviuscula Zone, Sayni Subzone; Lusty cutting, Bruton, Somerset. SMC no. X 29058 (colln. R. B. CHANDLER). – x2/3.

Riccardiceras richardsoni n. sp.

Figs. 2–3, 4a

? 1964 *Stephanoceras (Skirroceras) nelchinanum* IMLAY, n. sp. – IMLAY, pl. 15, figs. 4–6 (not pl. 15, figs. 1, 3)

v 1997 *Riccardiceras* sp. – DIETZE & CHANDLER, p. 212, fig. left from centre (= holotype).

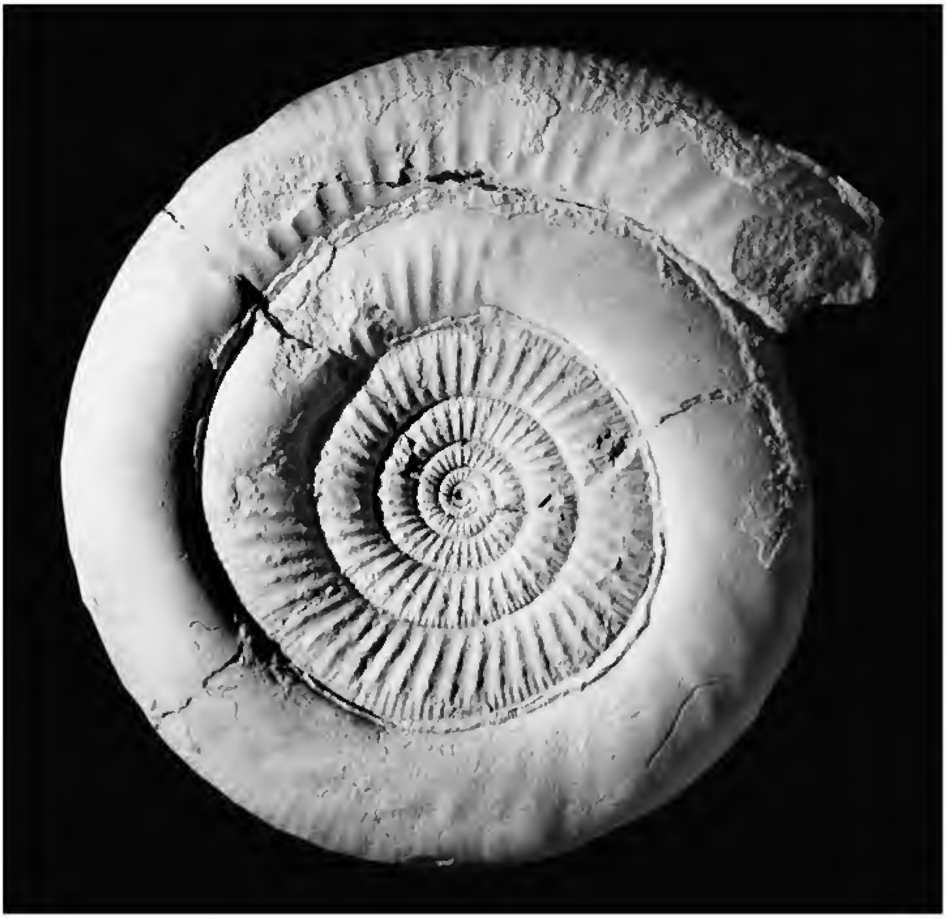


Fig. 3. Back view of specimen from Fig. 2. – x2/3.

Holotype: Figs. 2–3 (for inner whorls see Fig. 4a), SMC, no. X 29058.

Type locality: Lusty Cutting (ST680345), Bruton, Somerset, southern England.

Type horizon: Inferior Oolite, bed 7a (after Uhl 2000, containing an unpublished section of Bruton by J. H. Callomon, London); Lower Bajocian, Laeviuscula Zone, Sayni Subzone, ammonite faunal horizon of *Witchellia gelasina* (Bj-7a in Callomon & Cope 1995).

Derivation of name: In honour of L. Richardson, who published a description of the Inferior Oolite of Bruton (Richardson 1916).

Material: Holotype and cf.-specimen.

Records: Southern England, SW Germany; some questionable records from Spain, Portugal, Morocco, and Alaska.

Diagnosis. – Large species of the serpenticonic genus *Riccardiceras*, characterized by a weak ribbing on the body chamber, a circular cross section, and an extremely evolute mode of coiling during all ontogenetic stages.

Description. – The holotype of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. is an undistorted and almost complete adult specimen, lacking just its peristome. The maximum diameter is 170 mm. The body chamber and a few of the first chambers of the phragmocone are preserved as an internal mould with some calcitic remains of the test.

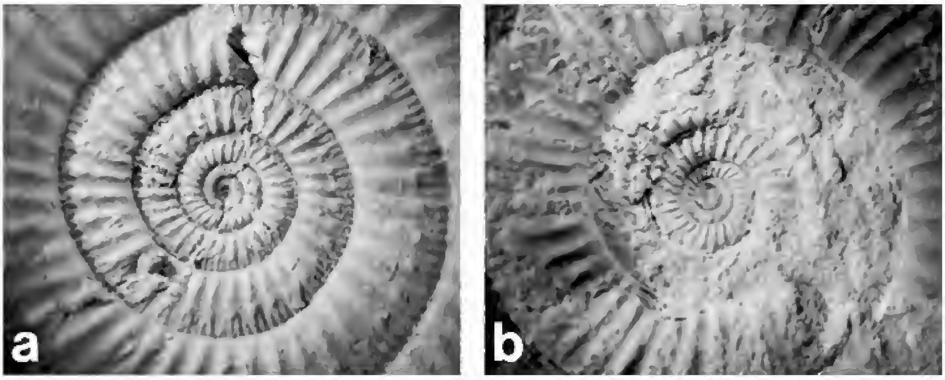


Fig. 4. Comparison between a) serpenticonic inner whorls of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. (enlarged from Fig. 3) and b) coronate-cadiconic inner whorls of *Westermannites brutonensis* n. sp. (enlarged from Fig. 8).

The phragmocone is almost completely filled with calcite. The length of the body chamber is about 430 degrees with the original estimated length being about 450 degrees (1 1/4 whorls). The umbilicus is extremely wide such that the whorls hardly embrace each other. The cross section of the body chamber is circular but on the inner whorls it is somewhat broader than high. The sculpture consists of prorsiradiate primaries diverging into 2 or 3 fine secondaries and sometimes additional intercalated secondaries occur. The diverging point of the ribs lies at the broadest part of the cross section, just above half height of the section. With the exception of the innermost whorls, on which only prorsiradiate bifurcating ribs are visible (Fig. 4a), the phragmocone bears fine tubercles on the diverging point of the ribs. Ventrally from the diverging point, the ribs curve back. The distance between primary ribs increases during ontogeny. On one flank, the holotype shows some pathological loss of sculpture on the body chamber and the preceding whorl, probably caused by injury. Nevertheless, the opposite side is unaffected by the anomaly. The suture line is badly preserved, but it is of stephanoceratid style with umbilical lobes perpendicular to the umbilicus.

The cf.-specimen from southern Germany (Fig. 5) also has a diameter of 170 mm. It is preserved as an internal mould of the body chamber lacking the phragmocone. Its shell is extremely evolute. The peristome ends with a distorted collar of 15 mm width. The length of the body chamber is about 1 1/3 whorls. The cross section is circular or slightly high-oval with its major width in the lower third of the whorl. The last part of the body chamber is somewhat compressed and laterally displaced. Compaction of the whole specimen has occurred and as a result of this deformation, the last part of the body chamber is higher than it was during life. The maximum diameter of the shell may have been approximately 165 mm. The body chamber bears weak, prorsiradiate primaries which coarsen towards the peristome (59 on the last whorl). The primaries diverge into very fine secondaries. The diverging point lies on the outer second third of the whorl. The secondaries are only visible in strong sidelight because of poor preservation of the specimen. On the last third of the body chamber the ribbing is more pronounced. The phragmocone is not preserved. The remaining part of the shell starts at the last septum. The suture line is not well pre-

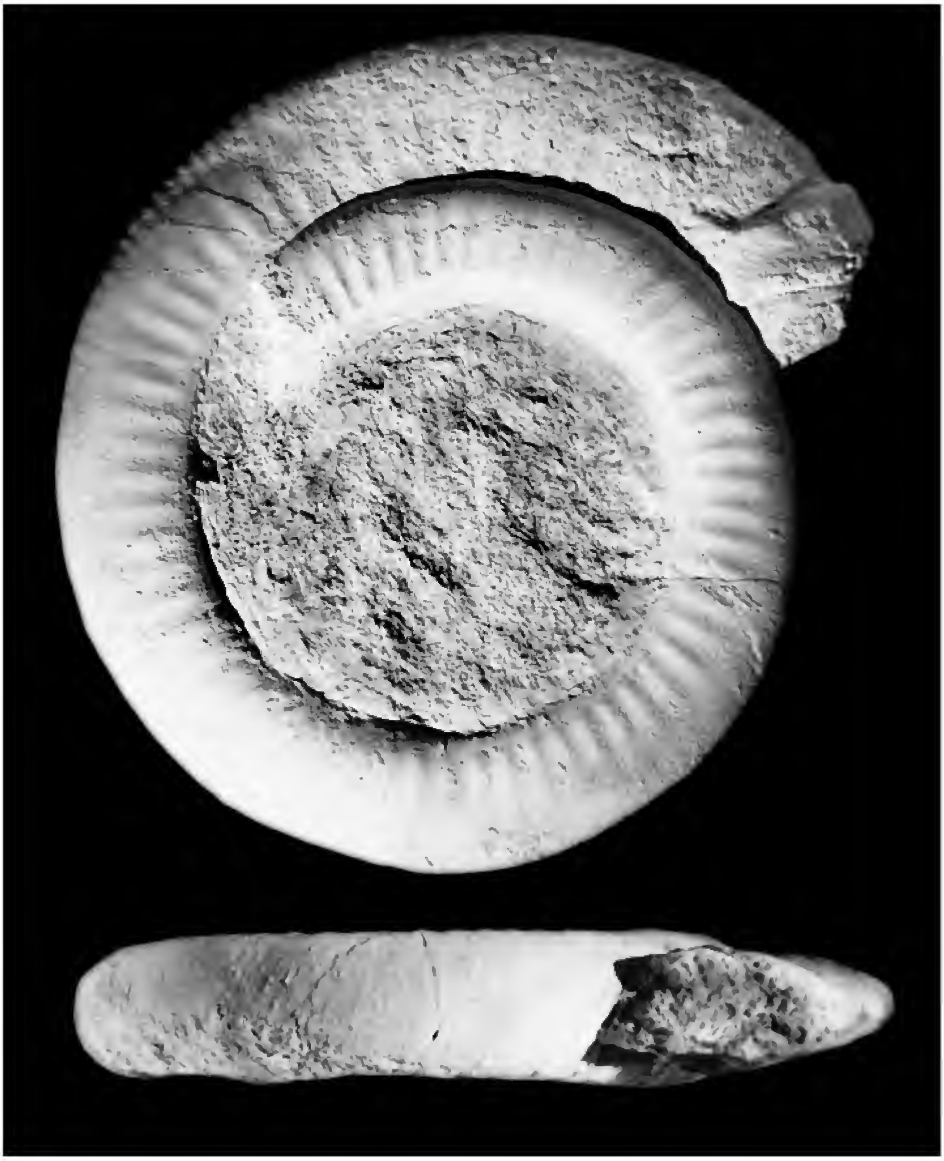


Fig. 5. *Riccardiceras* cf. *richardsoni* n. sp., lateral and ventral views. Lower Wedelsandstein Member, Lower Bajocian, Ovale Zone, bed XII in section of Fig. 9, Scheffheu near Blumberg, Wutach area, SW Germany. SMNS no. 64596 (colln. W. Auer). – x2/3.

served enough to allow description. The size of the specimen and its style of ribbing at the end of the body chamber indicate it to be adult. At the beginning of the body chamber, an umbilical flexure may reflect the root of a muscle (oral communication H. Keupp, Berlin), or possibly is caused by parasitism. A similar feature is developed in a syntype of *Riccardiceras longalvum* (Vacek).

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Holotype	170	34	114	35	30
SMNS 64596	170	–	112	–	

Comparisons. – Another *Riccardiceras* (SMC No. X 29060) from the Ovale Zone at Bruton, Somerset (base of bed 4 after Uhl 2000), exhibits a more compressed cross section, a denser ribbing, and it is smaller (d ~ 15 cm) than the holotype of *R. richardsoni* n. sp. which comes from the same locality but from a slightly higher level.

The type species of *Riccardiceras*, *Coeloceras longalvum*, erected by Vacek (1886, pl. 17, figs. 1–2) was reproduced as a photograph by Westermann (1964, pl. 6, figs. 1–2, re-figured here again on Fig. 6. Westermann (1964, 1969), Cresta & Galácz (1990), and Sandoval et al. (2000) accepted the only figured specimen of Vacek (1886, pl. 17, fig. 1) as "holotype", although Vacek (1886) mentioned 5 syntypes without designating a holotype. A figured suture line (Vacek 1886, pl. 17, fig. 2) was drawn from another syntype. In the synonymy of *R. longalvum* given by Sandoval et al. (2000) the first specimen was re-figured and correctly cited as re-figuration of Westermann's lectotype. In accordance with all other authors and in accordance with Westermann's intention (1995: 109) we accept his subsequent lectotype designation. The finding level of the Vacek specimens and also the additional finds of *R. longalvum* from Csernye (Hungary) were indicated to be the "Murchisonae-Horizont" (Prinz 1904). More recent investigations of the ammonites from the classical locality of Capo San Vigilio (Callomon et al. 1994), indicate a late Aalenian age is most probable for the bed containing *Riccardiceras longalvum*. This is confirmed by recent finds of *R. longalvum* in the Bradfordensis Zone of Portugal by J. H. Callomon (Callomon & Chandler 1994: 23). *Riccardiceras longalvum* (Vacek) differs from *R. richardsoni* n. sp. in its denser and finer ribbing, a much smaller size and in the total absence of tubercles on the diverging points of the ribs. We suppose that *R. longalvum* represents a phyletic forerunner of *R. richardsoni* n. sp.

At Monte Erice (Sicily), Renz (1925) had found a serpenticonic stephanoceratid which he described as "*Coeloceras*" *longalvum* Vacek var. *trapanica*. Apart from the standard of preservation hardly any other differences can be seen when comparison is made with the lectotype of *Riccardiceras longalvum*. The ammonite fauna that was found together with this specimen indicates it to have come from a much older level than that of *R. richardsoni* n. sp., it is most probably con-specific with *R. longalvum* (Vacek).

The specimens of *Riccardiceras* figured by Braun & Jordan (1976) as *Docidoceras (Docidoceras) longalvum* (Vacek) from Thailand reach a similar diameter as *R. richardsoni* n. sp., but they are distinct from the latter by coarser primaries, and a much lower diverging point of the ribs lacking tubercles. The closest resemblance is with the British specimen figured by Callomon & Chandler (1999, pl. 2, fig. 2), which comes from the Concavum Zone of the Late Aalenian. An Early Bajocian age of the specimens from Thailand is not confirmed because the only other ammonite found together with these *Riccardiceras* is an indeterminate *Sonninia*, which alone cannot be confirmation of a Bajocian age. The sonniniid genus *Euhoploceras* occurs already in the uppermost Aalenian.

The holotype of "*Docidoceras*" *perfectum* Buckman from southern England differs from *Riccardiceras richardsoni* n. sp. mainly in its smaller size and a coarser,

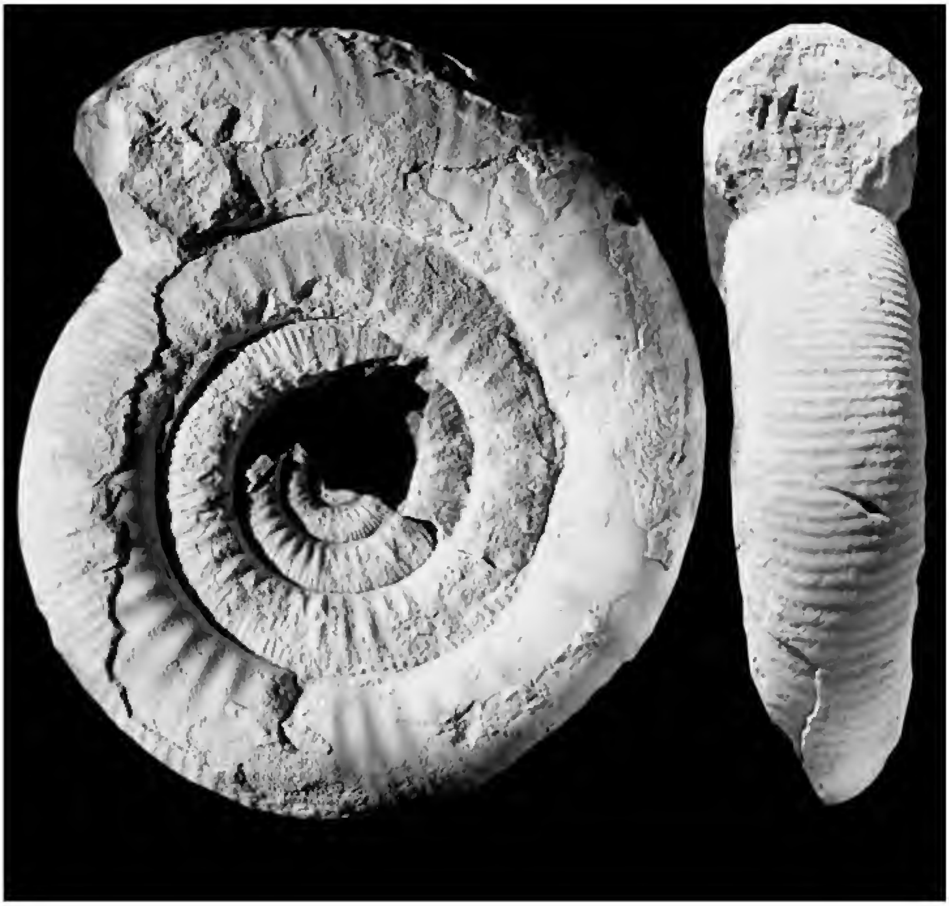


Fig. 6. *Riccardiceras longalvum* (Vacek), lectotype(specimen of Vacek 1886, pl. 17, fig. 1), lateral and ventral views. San Vigilio Oolite Formation, Middle or early Late Aalenian, Cap San Vigilio, N Italy. GBA coll. no. 1886/05/0046. – x3/4.

strongly prorsiradiate ribbing style on the body chamber, with much more distinct primaries (see Buckman 1922, pl. 314). Buckman's holotype comes from the Concavum Zone (see Callomon & Chandler 1990). This is underlined by several new finds made by R. B. Chandler in the type area near Bradford Abbas (Louse Hill and East Hill Quarry) and from Horn Park in the Dorset area. Compared with *Riccardiceras longalvum* (Vacek), the holotype of *R. perfectum* (Buckman) exhibits much coarser primaries. On the inner whorls, *Riccardiceras perfectum* is almost coronate, but not cadiconic. In regard of this character the group of *R. perfectum* is transitional between *Riccardiceras* and *Westermannites* n. g. Sadki (1994, pl. 6, figs. 2–3) reported a stephanoceratid as "*D. wysogorskji* (Prinz)" from the Concavum Zone (Limitatum Subzone) of the High Atlas (Morocco). This specimen clearly belongs to the group of *Riccardiceras perfectum* (Buckman). An almost identical specimen was found at a comparable stratigraphic level in Dorset.

The holotype of *Stephanoceras (Skirroceras) telegdirothi* described by Géczy (1967) is from the Lower Bajocian (probably Discites Zone) of the classical locality

Csernye, in the Bakony Mountains of Hungary. Unfortunately, this specimen is very poorly preserved and has little preserved sculpture. The holotype and all paratypes vary in the density of their ribbing. The largest of these specimens has a maximum diameter of 10–12 cm, thus on average this species is somewhat smaller than the specimen of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. from S England, and the cf.-specimen from SW Germany, both of which are slightly younger in age. CRESTA & GALÁCZ (1990) figured insignificantly larger specimens of *R. telegdirothi* collected bed-by-bed from the Discites Zone of N Hungary and the Apennines. Other specimens of *R. telegdirothi* are figured from Spain (SANDOVAL 1983; SANDOVAL et al. 2000). The innermost whorls of these specimens are already somewhat coronate, but not cadiconic. This species appears by morphology to be transitional between *R. perfectum* BUCKMAN and *Westermannites* n. g. (see below).

Stephanoceras (Skirroceras) nelchinanum described from the Bajocian of Alaska (IMLAY 1964) differs from *R. richardsoni* n. sp. by having a coronate juvenile stage and possessing tubercles on the body chamber that are lacking in *R. richardsoni*. The paratype of *Stephanoceras nelchinanum* (IMLAY 1964, pl. 15, figs. 4–5) matches closely *Riccardiceras richardsoni* n. sp. and could be conspecific, although the characteristic inner whorls and typical collar-like peristome seen in *R.* cf. *richardsoni* are not preserved.

3. A new stephanoceratid genus homoeomorphic to *Riccardiceras*

The characteristic coronate-cadiconic juvenile whorls of "*Coeloceras*" *limatum* POMPECKJ (1897) from Turkey separate it from *Riccardiceras*. Unfortunately, the type horizon of this specimen is unknown. It is re-figured here photographically for the first time (Fig. 7). POMPECKJ had assumed that it came from the Upper Lias. He remarked on a superficial resemblance to the Liassic genus *Catacoeloceras*. BREMER (1966, pl. 17, figs. 1–3 plus additional unfigured specimens) was able to compare it with new material of this species from Anatolia, which he dated as early Bajocian. BREMER assigned *Coeloceras limatum* to *Docidoceras* because it exhibits a bullate stage of coiling before the beginning of the body chamber in contrast to true *Docidoceras* (type species: *D. cylindroides* BUCKMAN), which does not exhibit a serpenticonic body chamber. *Coeloceras limatum* is very variable in adult size, and often gets serpenticonic coiling strikingly similar to that of *Riccardiceras*. In some specimens the body chamber becomes smooth, this depends, however, on the preservation. Neither WESTERMANN (1995) nor SANDOVAL et al. (2000) distinguished between those stephanoceratids with a biplicate-serpenticonic and those with coronate-cadiconic juvenile stage (see Fig. 4). For the latter group we introduce a new genus:

Westermannites n. g. [M]

Type species: *Coeloceras limatum* POMPECKJ, 1897.

Other species included in *Westermannites*: *Westermannites brutonensis* n. sp., *Stephanoceras (Skirroceras) nelchinanum* IMLAY, *Riccardiceras suzukinense* WESTERMANN, *Coeloceras (Stephanoceras) chocsinskyi* HANTKEN in PRINZ.

Derivation of name: In honour of G. E. G. WESTERMANN, ammonitologist and worldwide specialist on Middle Jurassic ammonites.

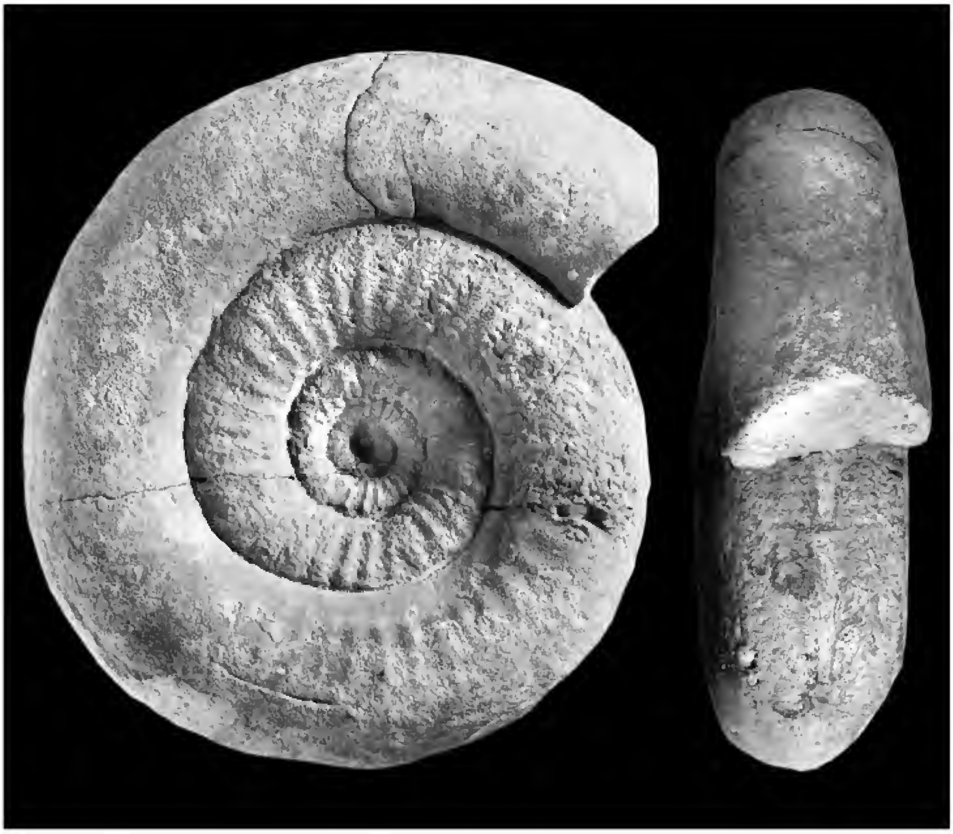


Fig. 7. *Westermannites limatus* (Pompeckj), holotype (specimen of Pompeckj 1897, pl. 31, fig. 5), ventral and lateral views. Lower Bajocian (originally labelled as "Oberer Lias"), Kessik-tash near Ankara, Turkey. BSPM no. 1903 VIII 14. – x1.

Diagnosis. – Serpenticonic stephanoceratids with circular or oval whorl section and a coronate-cadiconic juvenile stage. The adult stage is rather evolute with the body chamber bearing biplicate ribs without tubercles. At the end of the phragmocone the cross section is bullate and coiling is eccentric. The ribs cross the venter without interruption.

Westermannites brutonensis n. sp.

Fig. 4b, 8

1990 *Docidoceras* sp. *longalvum* (Vacek). – Rocha et al., pl. 3, fig. 5.

Holotype: Fig. 8 (for inner whorls see Fig. 4b), SMC, no. X 29059.

Type locality: Lusty Cutting (ST680345), Bruton, Somerset, southern England.

Type horizon: Inferior Oolite, bed 7a (after Uhl 2000, with an unpublished section of Bruton prepared by J. H. Callomon, London); Lower Bajocian, Laeviuscula Zone, Sayni Subzone, ammonite faunal horizon of *Witchellia gelasina* (Bj-7a in Callomon & Cope 1995).

Derivation of name: After the type locality Bruton, Somerset.

Records: Southern England, Portugal.

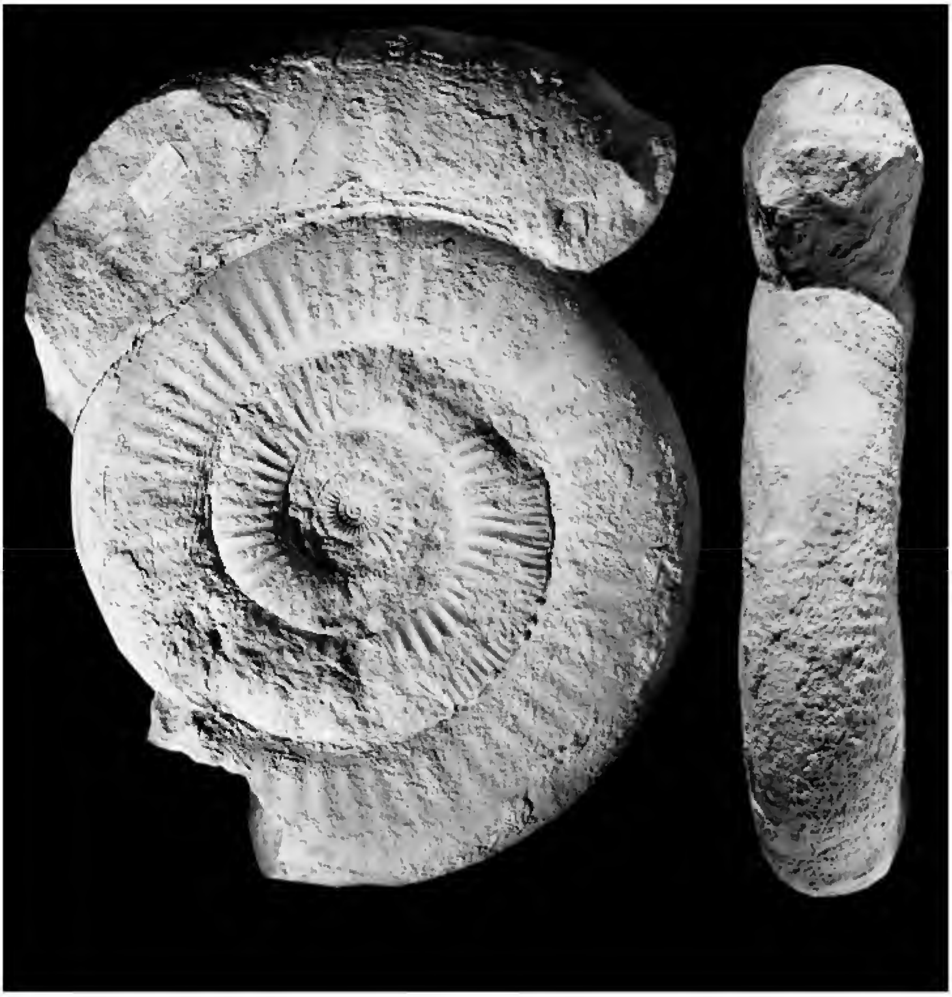


Fig. 8. *Westermannites brutonensis* n. sp., holotype, lateral and ventral views. Inferior Oolite, bed 7a in section of Fig. 1; Lower Bajocian, Laeviuscula Zone, Sayni Subzone; Lusty cutting, Bruton, Somerset. SMC no. X 29059 (colln. R. B. CHANDLER). – x2/3.

Diagnosis. – Large-sized species of the serpenticonic genus *Westermannites*, characterized by weak ribbing on the body chamber, an oval cross section, and a change from an involute, cadiconic mode of coiling in the juvenile stage to an evolute, serpenticonic coiling in the adult stage.

Description. – The holotype is preserved as an internal mould with remnants of the test. The specimen is incomplete, but retains the collar-like peristome. Half of a whorl of the body chamber is broken away. The tubercles fade on the last whorl at the diverging points of the ribs. Ribbing is almost exclusively biplicate, with additional intercalated secondaries that cross the venter without interruption. On the inner whorls ribbing is prorsiradiate, but changes quickly with ontogeny to rectiradiate and on the body chamber even retroradiate. Both primaries and secondaries show the same direction of ribbing.

Comparisons. – The dimensions of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. and *Westermannites brutonensis* n. sp. are very close. The holotype of the latter exhibits a slightly higher cross section, the development of the ornament during ontogeny for both species, however, is completely different. The main difference is the easily recognizable coronate ribbing style with a cadiconic coiling in the juvenile stage. Later in development the primary ribs are not separated from the secondaries, there is no change in the ribbing direction between the primaries and secondaries.

Westermannites limatus (Pompeckj) is presumably a slightly older chronospecies that reaches a similar size as the holotype of *W. brutonensis* n. sp., but on average its diameter is smaller. In *W. limatus* a tuberculate ribbing stage is absent.

The type horizon of the holotype of *Westermannites suzukinensis* (Westermann) from Irian Jaya, Indonesia, is unknown, and it is an ex situ specimen. Westermann (1995) stated that it is close to *W. limatus* (Pompeckj) and shares the coronate-cadiconic stage of the juvenile whorls. For this reason we exclude it from *Riccardiceras* and retain it in *Westermannites*. In contrast to *W. brutonensis* n. sp., *W. suzukinensis* is more evolute, lacks tubercles and is of smaller size.

The specimen of "*Docidoceras*" n. sp. described by Géczy (1967: 234, pl. 60, fig. 2) from the Lower Bajocian of Csernye (Hungary) is much smaller and more densely ribbed than *Riccardiceras richardsoni* n. sp. The same author (1967) figured specimens of "*Docidoceras*" *chocsinskyi* and "*Docidoceras*" *chocsinskyi ophioides* from Csernye both of which differ from *W. brutonensis* n. g. n. sp. in being of much smaller size and possessing much coarser and sharper primaries. The original specimen of *Coeloceras (Stephanoceras) chocsinskyi* Hantken in Prinz (1904), re-figured by Géczy (1967), shows the difference well. It is likely that *Westermannites chocsinskyi* also comes from the Discites Zone. Another specimen of *Docidoceras chocsinskyi* (Hantken in Prinz) from the Discites Zone of N Hungary, figured by Cresta & Galácz (1990, pl. 8, fig. 2) is even closer to the holotype of *W. limatus*, differing from it in being more evolute and having a more dorsal location for the division of the ribs.

Rocha et al. (1990, pl. 3, fig. 5) described an ammonite fragment from the Ovale Subzone of Cabo Mondego (W Portugal) that is almost of the same size as both the holotypes of *Westermannites brutonensis* n. sp. and *Riccardiceras richardsoni* n. sp. This specimen does not have the innermost whorls preserved, but the rectiradiate to retroradiate ribbing style of the last whorl of the phragmocone is indicative of *Westermannites brutonense* n. sp. Mouterde (1991) remarked that the specimen figured by Rocha et al. (1990) came from the Laeviuscula Zone, but from a somewhat older level within the zone. He also compared this specimen with *Riccardiceras longalvum* and considered the possible relationship to *Mollistephanus* and *Skirroceras*. Other records of *Docidoceras longalvum* (Vacek) of this age from Capo Mondego were reported by Fernández López et al. (1988). Without a figure it remains unclear whether the specimens belong to *Westermannites brutonensis* n. sp., or to *Riccardiceras richardsoni* n. sp. This ammonite group was reported to be relatively common in the Cabo Mondego section.

For a comparison with *Westermannites nelchinanum* (Imlay) see chapter 2.

Measurements:

	d	h	u	w	n/2
Holotype	168	36	109	37	30

4. Further records of stephanoceratids from the Ovale/Laeviuscula Zones

From the Ovale Zone of the Betic Cordillera (S Spain), SANDOVAL (1983, pl. 1, fig. 3) recorded a specimen identified as *D.*? (*Docidoceras*?) aff. *limatum* (POMPECKJ). From the ribbing style of the inner whorls this specimen is probably a *Riccardiceras*. It is a little smaller, but otherwise close to the specimen from the Ovale Zone of Bruton mentioned above (SMC No. X 29060).

From the High Atlas of Morocco, SADKI (1994a; 1996: 100, 139, 140, 147) recorded *Docidoceras* gr. *longalvum* (VACEK) from a level around the Ovale/Laeviuscula Zones, together with *Skirroceras*. He also reports (SADKI 1996: 96) *Docidoceras* gr. *longalvum* from a transitional bed between the Laeviuscula and the Sauzei Zones. Since these finds were not described nor figured, it is impossible to decide if they are close to the stephanoceratids described here. This is also the case for another specimen of *Docidoceras* (SADKI 1994b) from the Ovale Zone of the same area. Similarily, specimens named as *Docidoceras*? (*Docidoceras*?) *limatum* BUCKM. by RIOULT et al. (1997), or GALÁCZ (1991) as *Docidoceras* cf. *telegdirothi* both from the Ovale Zone cannot be commented on further as they were not figured.

From Oregon, IMLAY (1973, pl. 45, fig. 1) figured *Stephanoceras* (*Phaulostephanus*?) *oregonense* from the middle or upper part of the Warm Springs Member (Sauzei Zone). It is very close to the specimen figured by SANDOVAL (1983) from the Ovale Zone. Comparison with *R. richardsoni* n. sp. shows these specimens to exhibit a more pronounced and denser ribbing style closer to *Skirroceras*.

5. Other early stephanoceratids related to *Riccardiceras*

Here the genus *Riccardiceras* WESTERMANN is restricted to the species described above. Some other early stephanoceratids characterized by their coronate-cadiconic juvenile whorls are included in the new genus *Westermannites* and other stephanoceratids originally included in *Riccardiceras* must be excluded for several different reasons.

We cannot support the view of WESTERMANN (1995) that *Docidoceras warmspringense* IMLAY from the Lower Bajocian of Oregon, USA, belongs to *Riccardiceras*. The holotype of *D. warmspringense* is a microconch that has lappets. The small-sized *D. biforme* BUCKMAN (1922, pl. 276) from the Discites Zone of Bradford Abbas (S England) was also attributed to *Riccardiceras* by WESTERMANN (1995). This must be rejected because of its broad cross section and the coronate-cadiconic inner whorls more typical of *Docidoceras* s.s. or *Westermannites*. The type of *Docidoceras planulatum* BUCKMAN (1921, pl. 264) most probably comes from the Discites Zone of Bradford Abbas (CHANDLER & SOLE 1996). This small form is characterized by serpenticonic coiling, pronounced primaries and prorsiradiate, mostly biplicate ribs. This species could be either an extreme variant of *Riccardiceras* ex gr. *perfectum* (BUCKMAN), or even an offshoot leading to another separate group of stephanoceratids leading to *Mollistephanus* BUCKMAN. *Riccardiceras westermanni* SANDOVAL et al. is of similar size and has biplicate, non-coronate inner whorls. Together with the small *Docidoceras lupheri* described by IMLAY (1973) from the Lower Bajocian of Oregon, USA, which also bears serpenticonic inner whorls, these species would be better attributed to *Mollistephanus* than to *Riccardiceras*.

Coeloceras (Stephanoceras) wysogorskji, a taxon introduced by PRINZ (1904, pl. 19, fig. 3), was re-figured and included in the genus *Docidoceras* by GÉCZY (1967, pl. 58, fig. 3). WESTERMANN (1995) put it in his new genus *Riccardiceras*. There is no close relationship with *Riccardiceras*, especially *R. richardsoni* n. sp., as it is of small size and has coarser primaries with coronate-cadiconic juvenile stage and a very broad cross section. According to these characters, an assignment to *Westermannites* n. g. or possibly *Docidoceras* would be better.

Stephanoceras (Skirroceras) juhlei IMLAY is included here in *Skirroceras*, not in *Riccardiceras* as supposed by WESTERMANN (1995). The tubercles on the body chamber, lacking in *Riccardiceras*, are characteristic of the genus *Skirroceras*.

6. The horizon of *Riccardiceras* cf. *richardsoni* in the Wutach area

Stephanoceratids and otoitids are extremely rare in the lower part of the Bajocian of SW Germany. The only published records besides the present one are a single *Skirroceras* sp. from the Laeviuscula Zone of Nenningen, eastern Swabia (DIETL & HAAG 1980, pl. 1, fig. 6) and two specimens of *Docidoceras* cf. *liebi* MAUBEUGE (BAYER 1968) from the Discites Zone of the Wutach area. Moreover, OHMERT (1988) mentioned a specimen of *Docidoceras* sp. from the Discites Zone of Ringsheim (Rhinegraben area) and several not specified stephanoceratids from the Ovale/Laeviuscula Zones of the Wutach area. Some other unpublished material in the collection of the SMNS does not contain neither a *Riccardiceras* nor a *Westermannites*.

The horizon of *Riccardiceras* cf. *richardsoni* n. sp. in SW Germany is at the top of bed XII of the "Unterer Wedelsandstein" Member (Fig. 9). OHMERT (1988) included the whole "Unterer Wedelsandstein" Member in a single ammonite faunal horizon, that of *Fissilobiceras ovale* (QUENSTEDT). Except for at the top of the member, ammonites collected bed-by-bed are so rare, that at present a biostratigraphic subdivision into faunal horizons seems very difficult. Until now from bed XII only 3 ammonites are known: *R.* cf. *richardsoni* n. sp., *Euhoploceras adicrum* (WAAGEN), and *Shirbuirnia gingensis* (WAAGEN) (the latter misindentified as *Sonninia ovalis* in OECHSLE 1958 and DIETL & HAAG 1980). DIETL (1990) stated, that the type horizon of the lectotype of the index *F. ovale* (QUENSTEDT) is not the "Unterer Wedelsandstein" Member, but the uppermost part of the underlying Sowerbyi-Oolith (bed IV in OHMERT 1988), in which ammonites of the genus *Hyperlioceras* are still present. This is confirmed by the iron-oolitic lithology of the matrix of the lectotype and further finds of several topotypes in the collections of the SMNS, and in private collections (W. AUER and V. DIETZE). The true *ovale* faunal horizon (sensu DIETL 1990) in Germany lies at the boundary of the Discites and Ovale Zones, the base of the latter hitherto not defined. There can be little doubt that the horizon of *Riccardiceras richardsoni* n. sp. lies somewhere within the Ovale Zone, its exact position, however, remains unknown.

7. Phyletic relations of the new finds of *Riccardiceras* and *Westermannites*

Research on the genus *Riccardiceras* was published by WESTERMANN (1995) and SANDOVAL et al. (2000). *Riccardiceras* is reported from the Tethys including its adja-

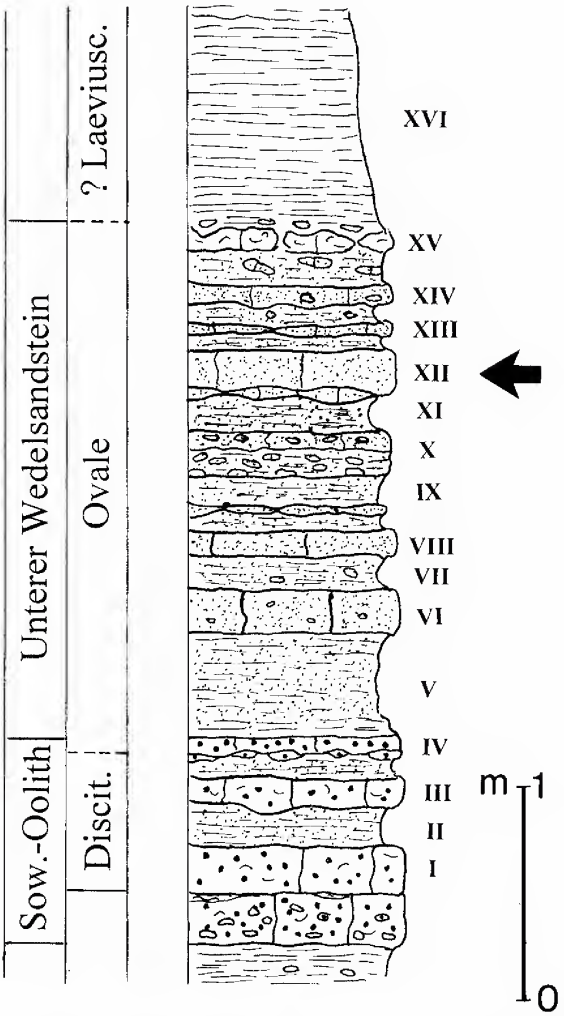


Fig. 9. Occurrence of *Riccardiceras* cf. *richardsoni* n. sp. in the Scheffheu section, Wutach area, SW Germany (after Ohmert 1988).

cent areas and in parts of the circum-pacific realm (Thailand, New Guinea, Alaska). It is so far missing in the Andean and in the (Sub-)Boreal Jurassic (see Westermann 1995 and Sandoval et al. 2000).

Westermann (1995) introduced the genus *Riccardiceras* for some early, extremely serpenticonic stephanoceratids of the Upper Aalenian and early Bajocian. He proposed that the genus had arisen from an Erycitidae ancestor such as *Erycites gonionotus* (Benecke) and that *Riccardiceras* was the ancestor of other stephanoceratids such as *Mollistephanus* and *Skirroceras* both appearing in the Laeviuscula Zone. These oldest 'true' stephanoceratids were said to be distinct from *Riccardiceras* on the basis of differences in the suture. *Riccardiceras* exhibits a biaxial septum with two internal saddles and a relatively large, subvertical U_2. Westermann stated that the Otoitidae developed in parallel with *Riccardiceras,* evolving from *Erycites fallax* to *Docidoceras* and then to *Emileia.*

Sandoval et al. (2000) discussed the phylogeny of *Riccardiceras* in the Subbetic Jurassic of S Spain and in the Lusitanian Basin (Portugal). Here *Riccardiceras* is included in the Otoitidae, based primarily on a similarity of sutural development, and some aspects of morphology, such as eccentric coiling between *Riccardiceras* and typical Otoitidae. These authors presumed that microconchs of *Riccardiceras* resemble those of otoitids. *Riccardiceras* was therefore interpreted as link between Erycitidae and Otoitidae, with the youngest forms of *Riccardiceras* giving rise to the Stephanoceratidae.

We consider that any such classification must be based on the sum of as many diagnostic features as can be found in specimens from well defined faunal horizons. Apart from the prevalence of homeomorphy, studies made on small samples are by definition unlikely to include the full range of variability. We do not consider it possible to discriminate *Riccardiceras* and *Stephanoceras* s.s. by means of sutures alone as was done by Westermann (1995).

We include in *Riccardiceras* only the extremely serpenticonic members of the early stephanoceratids. We exclude those with a coronate-cadiconic juvenile stage. This has sound systematic reasoning and is supported by the known biostratigraphy. We include *Riccardiceras* in the Stephanoceratidae, and not in the Otoitidae (Sandoval & Chandler 2000; Sandoval et al. 2000). In typical *Riccardiceras*, there is no eccentric coiling. This character is consistent with other early stephanoceratids like *Mollistephanus* and *Skirroceras*. *Docidoceras*, *Emileia*, *Trilobiticeras* (pars), and *Otoites* s.s. stand apart by their distinctive morphology and eccentric coiling.

Westermannites shows characters that are intermediate between stephanoceratids and otoitids.

The similarity in general morphology and shared ontogeny of the suture line in several Otoitidae and *Riccardiceras* points to a common ancestor.

The suture line of early stephanoceratids from the Sauzei Zone (e.g. Buckman 1921, pls. 249–250; Weisert 1932, pl. 15, fig. 5) shows exactly the same structures as that of *Riccardiceras*, like an extremely deep and tall, ramifying lateral lobe and a trend for a retraction of the umbilical lobes. Comparing the material of stephanoceratids of the Late Aalenian or Early Bajocian of southern England, the suture lines within one and the same chronospecies is variable to a certain degree.

We are of the view that *Riccardiceras* is not an otoitid. Sandoval et al. (2000) were unable to demonstrate conclusively the partnership between *Riccardiceras* [M] and its presumed corresponding dimorph. Some of the eccentricly coiled microconch specimens they figure as *Riccardiceras* [m], previously included in *Trilobiticeras*, exhibit a marked coronate stage. These specimens may represent the microconchs of *Westermannites* or *Docidoceras*. We believe that *Trilobiticeras* includes the dimorphs of both *Docidoceras* and *Westermannites*. The type species *T. trilobitoides* Buckman is the corresponding dimorph of *Docidoceras cylindroides*. The microconch of *Riccardiceras* is more problematic. Callomon & Chandler (1990) suggested *Abbasitoides* (type species: *Coeloceras modestum* Vacek). This is doubtful as the genus lacks lappets. Westermann (1995) considered *Abbasitoides* to represent small macroconchs, and the corresponding microconch the minute *A. pumilum* (Vacek). Microconchs of *Riccardiceras* may be represented by serpenticonic, non-cadiconic forms like "*Trilobiticeras*" *cricki* (Parsons 1977), described from the Ovale Zone of Southern England. The apparent absence of some microconchs may be due to ecological reasons. In southern England the vertical distribution of early stephanoceratids is discontinuous suggesting periodic migrations and local extinctions.

8. Remarks on the phylogeny of *Riccardiceras* and *Westermannites*

In strata of Upper Aalenian – Lower Bajocian age the genus *Riccardiceras* and several allied stephanoceratids appear in significant numbers. These include the following nominal morphospecies: *Riccardiceras longalvum*, *R. trapanicum*, *R. telegdirothi*, *R. perfectum*, *Mollistephanus*? *planulatus*, *M.*? *westermanni*, *Westermannites limatus*, and *W. chocsinskyi* reported, mainly from the Mediterranean and adjacent areas (see BREMER 1966; GÉCZY 1967; WESTERMANN 1969; CRESTA 1988; LINARES & SANDOVAL 1990, 1993; CRESTA & SANDOVAL 1990; ROCHA et al. 1990; SADKI 1994a, 1994b, 1996; SANDOVAL & CHANDLER 2000; SANDOVAL et al. 2000). The Alaskan species *R. lupheri* may also be close in age. In Submediterranean areas e.g. SW Germany they are extremely rare, and also in southern England they constitute only about 1 % of the ammonite fauna (SANDOVAL & CHANDLER 2000).

The oldest known occurrence of *Riccardiceras* in Great Britain is from the Bradfordensis Zone of Horn Park Quarry, Dorset (ST458022) (CALLOMON & CHANDLER 1990, CALLOMON & COPE 1995), however this was an ex situ specimen for which the bed was identified by matrix. The first in situ finds are from the Concavum Zone. These early forms belong to the group of *Riccardiceras perfectum*, which have presumably developed from *R. longalvum* (VACEK), differing from their ancestor by a more involute juvenile coiling. WESTERMANN (1995) suspected this stephanoceratid group to be linked with *Erycites*, it is more likely for morphological reasons and by their stratigraphic position that they are transitional between *Riccardiceras* and *Westermannites*.

Typical stephanoceratids of the late Aalenian are represented by *R. longalvum* (VACEK), *R. trapanicum* (RENZ), and *R. perfectum* (BUCKMAN). Their descendants in the Discites Zone are determined by most authors as *R. telegdirothi* (GÉCZY) (see CRESTA 1991). A specimen figured by SEYED-EMAMI et al. (1993) as *Skirroceras* sp. ex gr. *S. macrum* (QUENSTEDT) could be interpreted as a late form rising from *R. richardsoni* n. sp., if the stratigraphic interpretation of the type horizon as Sauzei Zone is correct. The group leading to *Westermannites brutonensis* n. sp. also seems to continue up to the Sauzei Zone (compare *Mollistephanus mollis in*: HÉRNANDEZ-MOLINA et al. 1991, fig. 14.5). GABILLY et al. (1971) reported "*Docidoceras*" *perfectum* from the Sauzei Zone. Probably this determination points to a coronate juvenile stage so that this reference could indicate another late *Westermannites*.

Another clade of stephanoceratids that probably originates in forms like "*Docidoceras*" *planulatum* BUCKMAN, *Riccardiceras westermanni* SANDOVAL et al., and "*Docidoceras*" *lupheri* IMLAY could have split off from serpenticonic stephanoceratids of the late Aalenian by progenesis leading to the small-sized genus *Mollistephanus*, which reached its acme not before the Trigonalis Subzone of the Early Bajocian (see PARSONS 1974; FERNÁNDEZ LÓPEZ 1985; HUXTABLE 2000).

The phylogenetic relationship between these three early stephanoceratid clades (*Riccardiceras* – *Westermannites* – *Mollistephanus*) and later stephanoceratids (e.g. *Docidoceras*, *Stephanoceras* s. str., *Skirroceras*, *Lokuticeras*) are still far from being clear. The most appropriate way to get further results are bed-by-bed-collections of new material and a careful analysis of both ontogeny of individuals, variation, and dimorphism.

9. References

Bayer, U. (1968): *Docidoceras* cf. *liebi* Maubeuge (Cephalopoda, Ammonoidea) aus dem Unteren Bajocium des Wutachgebietes (Südbaden). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., **183**: 1–3, 1 pl.; Stuttgart.

Benshili, K. (1989): Lias – Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Sédimentologie, biostratigraphie et évolution paléogéographique. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **106**: 1–285, 24 pls., 96 figs.; Lyon.

Braun, E. v. & Jordan, R. (1976): The stratigraphy and paleontology of the Mesozoic sequence in the Mae-Sot area in western Thailand. – Geol. Jb., B, **21**: 5–51, 7 pls., 7 figs., 1 table; Hannover.

Bremer, H. (1966): Ammoniten aus dem unteren Bajocium und unteren Bathonium in der Umgebung von Ankara (Türkei). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**: 155–169, 4 pls., 1 fig.; Stuttgart.

Buckman, S. S. (1909–1930): Yorkshire Type Ammonites and Type Ammonites, 7 volumes, 790 pls.; London (Wesley).

Callomon, J. H. & Chandler, R. B. (1990): A review of the ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian Stages in the Middle Jurassic of Southern England. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 85–111, 4 pls., 6 figs.; Roma.

– (1994): Some early Middle Jurassic ammonites of Tethyan affinities from the Aalenian of southern England. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 17–40, 8 pls., 2 figs.; Roma.

Callomon, J. H., Cresta, S. & Pavia, G. (1994): A revision of the classical Aalenian succession in the Middle Jurassic of San Vigilio, Lake Garda, Northern Italy. – Geobios, Mém. spéc., **17**: 103–110, 1 fig.; Lyon.

Callomon, J. H. & Cope, J. C. W. (1995): The Jurassic Geology of Dorset. – *In*: Taylor, P. D. (ed.): Field Geology of the British Jurassic. 286 pp., 176 figs.; Bath.

Cecca, F., Cresta, S., Pallini, G. & Santantonio, M. (1991): Il Giurassico Umbro-Marchigiano: Progressi nel periodo 1982–1991 sulla paleontologia e biostratigrafia ad ammoniti. Riflessi sull'inquadramento degli eventi sedimentari. – Palaeopelagos, **1**: 83–112, 1 fig.; Roma.

Chandler, R. B. & Sole, D. (1996): The Inferior Oolite at East Hill Quarry, Bradford Abbas, Dorset. – Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society, **117**(1995): 101–108, 2 pls., 4 figs.; Dorset.

Cresta, S. (1988): Associations d'ammonites et biostratigraphie de l'Aalenien et du Bajocien inférieur des Apennins d'Ombrie-Marches (Italie Centrale). – *In*: Rocha, R. B. & Soares, A. F. (eds.): 2nd Int. Symposium on Jurassic Stratigraphy, 209–224, 4 figs.; Lisboa.

– (1991): Lithostratigraphic and biostratigraphic features of the middle Jurassic sequence in the Monte Nerone area (Apennines, Italy) - *In*: Morton, N. (ed.): Conference on Aalenian and Bajocian stratigraphy, Isle of Skye; p. 123; London (Birkbeck College).

– (1994): Distribution stratigraphique des Hammatoceratidae au Toarcien et Aalénien des Apennins d'Ombrie Marches (Italie). – Misc. Serv. geol. Naz., **5**: 113–115, 1 fig.; Roma.

Cresta, S & Galácz, A. (1990): Mediterranean basal Bajocian ammonite faunas. Examples from Hungary and Italy. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 165–198, 13 pls., 3 figs.; Roma.

Dietl, G. (1990): The Wutach section (SW Germany), a possible reference section of the Lower Bajocian? Preliminary note. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 11–12; Roma.

Dietl, G. & Haag, W. (1980): Über die "*sowerbyi*-Zone" (= *laeviuscula*-Zone, Unter-Bajocium, Mittl. Jura) in einem Profil bei Nenningen (Östl. Schwäb. Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde, B, **60**: 1–11, 1 pl., 1 fig., 1 table; Stuttgart.

Dietze, V. & Chandler, R. B. (1997): S. S. Buckman und der Inferior Oolite. – Fossilien, **1997/4**: 207–214, 10 figs.; Korb.

Fernández López, S. (1985): El Bajociense en la Cordillera Ibérica. 848+23 pp., 67 pls., 116 figs.; Madrid (Facultad de Ciencias Geológicas, Depart. de Paleontología, Universidad

Complutense).

Fernández López, S., Henriques, M. H., Mouterde, R., Rocha, R. & Sadki, D. (1988): Le Bajocien inférieur du Cap Mondego (Portugal) – essai de Biozonation. – *In*: Rocha, R. B. & Soares, A. F. (eds.): 2nd Int. Symposium on Jurassic Stratigraphy, 301–313, 1 pl., 3 figs.; Lisboa.

Gabilly, J., Contini, D., Mouterde, R. & Rioult, M. (1971): Bajocien. – *In*: Mouterde, R. (ed.): Les zones du Jurassique en France. – C. R. somm. Soc. géol. France, **8**: 76–102; Paris.

Galácz, A. (1991): Lower Bajocian Sonniniid ammonites from the Gerecse mountains, Hungary. – *In*: Morton, N. (Hrsg.): Conference on Aalenian and Bajocian stratigraphy, Isle of Skye. 109–111, 2 figs.; London (Birkbeck College).

Géczy, B. (1967): Ammonoidés jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie, Part. II, (excl. Hammatoceratidae). – Geol. Hungarica, **35**: 1–413, 65 pls., 249 figs.; Budapest.

Hernández-Molina, F. J., Sandoval, J., Aguado, R., O'Dogherty, L., Comas, M. C. & Linares, A. (1991): Olistoliths from the Middle Jurasic in Cretaceous materials of the Fardes Formation, Biostratigraphy (Subbetic Zone, Betic Cordillera). – Rev. Soc. geol. España, **4**/1–2: 79–104, 15 figs.; Madrid.

Huxtable, J. (2000): A review of the stratigraphy of the Inferior Oolite (Bajocian Stage, Middle Jurassic) near Clatcombe, Sherborne, with a description of temporary sections. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeol. Soc., **121**(1999): 101–106, 5 figs.; Dorset.

Imlay, R. W. (1964): Middle Bajocian ammonites from the Cook Inlet region Alaska. – U. S. Geological Survey Professional paper, B, **418**: 1–61, 29 pls., 5 figs., 13 tables; Washington.

– (1973): Middle Jurassic (Bajocian) ammonites from Eastern Oregon. – U. S. Geological Survey Professional Paper, **756**: 1–100, 47 pls., 8 figs., 10 tables; Washington

Linares, A. & Sandoval, J. (1990): The Lower boundary of the Bajocian in the "Barranco de Agua Larga" Section (Subbetic Domain, Southern Spain). – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 13–22, 2 pls., 2 figs.; Roma.

Linares, A. & Sandoval, J. (1993): El Aaleniense de la Cordillera Bética (Sur de España): análisis bioestratigráfico y caracterización paleogeográfica. – Rev. Soc. geol. España, **6**/3–4: 177–206, 26 figs., Madrid.

Mouterde, R. (1991): Données paléontologiques sur les ammonites de la limite Aalénien-Bajocien présentées à Piobicco (1988). - *In*: Morton, N. (ed.): Conference on Aalenian and Bajocian stratigraphy, Isle of Skye: 125–129; London (Birkbeck College).

Oechsle, E. (1958): Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonninien-Schichten des Filsgebiets unter besonderer Berücksichtigung der Sowerbyi-Zone (Mittlerer Dogger, Württemberg). – Palaeontographica, A, **111**: 47–129, 11 pls., 8 figs., 19 tables; Stuttgart.

Ohmert, W. (1988): The Ovalis Zone (Lower Bajocian) in the Type area, Southwestern Germany. – *In*: Rocha, R. B. & Soares, A. F. (eds.): 2nd Int. Symposium on Jurassic Stratigraphy, 255–268, 5 figs.; Lisboa.

Parsons, C. F. (1974): The *sauzei* and "so-called" *sowerbyi* Zones of the Lower Bajocian. – Newsl. Stratigr., **3**/3: 153–180, 4 figs., 2 tables; Leiden.

– (1977): Two new Bajocian microconch otoitid ammonites and their significance. – Palaeontology, **20**: 101–118, 1 pl., 4 figs.; London.

Pompeckj, J. F. (1897): Paläontologische und stratigraphische Notizen aus Anatolien. – Z. Dtsch. geol. Ges., **49**: 713–828, 3 pls., 1 map; Berlin.

Prinz, G. (1904): Die Fauna der älteren Jurabildungen im nordöstlichen Bakony. – Mitt. Jb. königl. Ungar. geol. Anstalt, **15**: 1–142, 38 pls., 30 figs.; Budapest.

Renz, C. (1925): Beiträge zur Cephalopodenfauna des älteren Doggers am Monte San Giuliano (Monte Erice) bei Trapani in Westsizilien. – Abh. Schweiz. pal. Ges., **45**: 1–33, 2 pls., 2 figs.; Genf.

Richardson, L. (1916): The Inferior Oolite and contiguous deposits of the Doulting-Milborne Port disctrict (Somerset). – Quart. J. geol. Soc. London, **71**: 473–520; London.

Rioult, M., Contini, D., Elmi, S. & Gabilly, J. (1997): Bajocien. – *In*: Cariou, É. & Hantzpergue, P. (eds.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 51–54, 2 pls., 1 tab.; Pau.

Rocha, R. B., Henriques, M. H., Soares, A. F., Mouterde, R., Caloo, B., Ruget, C. & Fernández López, S. (1990): The Cabo Mondego Section as a possible Bajocian boundary stratotype. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 49–69, 3 pls., 2 figs.; Roma.

SADKI, D. (1994): L'Aalénien supérieur et le Bajocien inférieur du Haut-Atlas marocain: révision biostratigraphique et corrélations. – *In*: CRESTA, S. & PAVIA, G. (eds.): Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 177–190, 7 figs.; Roma. – [1994a]

– (1994): La region de Rich (Haut-Atlas central marocain) une des localités types pur le choix de la limite Aalenien – Bajocien. Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian stratigraphy. – *In*: CRESTA, S. & PAVIA, G. (eds.): Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 313–321, 5 figs.; Roma. – [1994b]

– (1996): Le Haut-Atlas Central (Maroc). Stratigraphie et Paléontologie du Lias supérieur et du Dogger inférieur. Dynamique du bassin et de peuplements. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **142**: 1–225, 10 pls., 50 figs.; Lyon.

SANDOVAL, J. (1983): Bioestratigrafía y Paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Béticas. – Thesis doctoral, Univ. Granada. 613 pp., 72 pls., 156 figs.; Granada.

SANDOVAL, J. & CHANDLER, R. B. (2000): The sonniniid ammonite *Euhoploceras* from the Middle Jurassic of south-west England and southern Spain. – Palaeontology, **43**: 495–532, 13 pls., 7 figs.; London.

SANDOVAL, J., LINARES, A. & HENRIQUES, M. H. (2000): The Middle Jurassic genus *Riccardiceras* (Otoitidae, Ammonitina) in the westernmost Tethys: Betic Cordillera and Lusitanian Basin. – Rev. Paléobiol., Vol. spéc., **8**: 29–44, 3 pls., 3 figs.; Genève.

SEYED-EMAMI, K., SCHAIRER, G., AGHANABATI, S. A. & HAJMOLAALI, A. (1993): Ammoniten aus der Badamu-Formation (oberes Toarc bis unteres Bajoc) SW von Ravar (N Kerman, Zentraliran). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **33**: 13–30, 5 pls., 3 figs.; München.

UHL, N. (2000): Palynofazies und Mikrofazies der Inferior Oolite Formation (Aalenium-Bajocium, Mittlerer Jura) in Dorset, England. – Diploma thesis at the Technische Universität Darmstadt. 46 pp., 8 pls., 25 figs.; Darmstadt. – [Mscr.]

VACEK, M. (1886): Über die Fauna der Oolithe von Cap S. Vigilio. – Abh. k.-k. geol. Reichsanst., **12**: 57–212, 20 pls., 3 figs.; Wien.

WEISERT, K. (1932): *Stephanoceras* im Schwäbischen Braunen Jura delta. – Palaeontographica, **76**: 121–191, 5 pls., 44+2 figs., 2 maps; Stuttgart.

WESTERMANN, G. E. G. (1964): Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxionomie der Otoitidae (einschließlich Sphaeroceratinae; Ammonitina, M. Jura). – Palaeontographica, A, **124**: 33–73, 4 pls., 14 figs.; Stuttgart.

– (1969): The Ammonite Fauna of the Kialagvig Formation at Wide Bay, Alaska Peninsula, Part II. *Sonninia sowerbyi* Zone (Bajocian). – Bull. Amer. Paleont., **57**(256): 5–226, 47 pls., 57 figs.; Ithaca/New York.

– (1995): Mid-Jurassic Ammonitina from the Central Ranges of Irian Jaya and the origin of stephanoceratids. – Hantkeniana, **1**: 105–118, 3 pls., 2 figs., 4 tables; Budapest.

Addresses of the authors:

Volker Dietze, Benzstr. 9, D-73469 Riesbürg, Germany.
E-mail: v.dietze@t-online.de

Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

Robert Chandler, Riddlesdown High School, Honister Heights, Purley, Surrey, CR8 1EX, United Kingdom.
E-mail: aalenian@aol.com

Wolfgang Auer, Schillerstr. 15, D-68804 Altlussheim, Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 313	10 S., 5 Abb.	Stuttgart, 30. 11. 2001

Neue Krebse der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea: Decapoda: Erymidae) aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands

New lobsters of the genus *Palaeastacus* (Crustacea: Decapoda: Erymidae) from late Jurassic lithographic limestones of S Germany

Von Günter Schweigert, Stuttgart und Martin Röper, Solnhofen

Mit 5 Abbildungen

Abstract

Two new species of the lobster genus *Palaeastacus* are described from late Jurassic lithographic limestones of SW Germany. The first one, *Palaeastacus rothgaengerae* n. sp., comes from the Upper Kimmeridgian Lithographic Limestones of Brunn in eastern Bavaria. Hitherto, it is only known from a giant isolated, but very characteristic 1st pereiopod. The other one, *Palaeastacus poeschli* n. sp., is described from detritic lithographic limestones of the Moernsheim Formation in the Solnhofen area (Lower Tithonian). Both are compared with the much more common *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM). The different species can be easily distinguished by the outlines of the chelae of their 1st pereiopods. The occurrence of several species of a single genus in the same area but from different localities points to a significant palaeoecological differentiation. The very scarce finds of some taxa indicate the incompleteness of the fossil record from neighbouring biotopes of the lithographic limestone environment.

Zusammenfassung

Zwei neue Arten der Schlankhummer-Gattung *Palaeastacus* werden aus oberjurassischen Plattenkalken Süddeutschlands beschrieben. Die älteste davon, *Palaeastacus rothgaengerae* n. sp., stammt aus den Plattenkalken von Brunn in Ostbayern, die ein Ober-Kimmeridgium-Alter besitzen. Sie ist bisher nur in Gestalt eines riesigen isolierten vorderen Scherenarms bekannt. Aus einem detritischen Plattenkalk der Mörnsheim-Formation in der Region von Solnhofen wird eine weitere Art, *Palaeastacus poeschli* n. sp., beschrieben. Beide werden mit der viel häufigeren Art *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM) verglichen. Die verschiedenen Arten dieser Gattung können an ihrem Scherenbau leicht voneinander unterschieden werden. Das Vorkommen mehrerer Arten derselben Gattung in derselben Region, allerdings von unterschiedlichen Fundstellen, deutet auf eine ausgeprägte paläoökologische Differenzierung hin. Der Nachweis von nur ganz vereinzelten Exemplaren mancher Arten zeigt die Lückenhaftigkeit der Überlieferung aus den Randbiotopen des Plattenkalk-Ablagerungsraums auf.

1. Einleitung

Die oberjurassischen Plattenkalke Süddeutschlands (Solnhofen, Eichstätt, Zandt, Nusplingen u.a.) liefern als klassische Fossillagerstätten bedeutende Beiträge zur Evolution und Diversität der dekapoden Crustaceen. Seit den letzten, teilweise lange zurückliegenden Bearbeitungen herrscht inzwischen nicht nur Revisionsbedarf, sondern es zeigt sich auch, daß noch längst nicht alle dort vorkommenden Taxa beschrieben worden sind. Hinweise auf neue Taxa ergaben sich vor allem durch die beiden Bildbände über Solnhofen-Fossilien von FRICKHINGER (1994, 1999) sowie dessen Materialsammlung zu einem in Vorbereitung befindlichen weiteren Band.

Eine Übersicht über die Vertreter der Gattung *Palaeastacus* gab zuletzt FÖRSTER (1966). Er differenzierte auch die Unterschiede zwischen den einander nahestehenden Erymiden-Gattungen *Eryma*, *Palaeastacus* und *Phlyctisoma* (= *Pustulina*). Die von ihm vorgenommene Synonymisierung der Gattung *Erymastacus* BEURLEN mit *Eryma* erwies sich allerdings aufgrund signifikanter Unterschiede im Bau der Scheren als nicht berechtigt (vgl. SCHWEIGERT et al. 2000). Aus den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb im Raum Solnhofen – Eichstätt, ganz besonders im Gebiet von Zandt, war seinerzeit in der Gattung *Palaeastacus* nur eine einzige Art, *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM), bekannt. Zu dieser Art wurde von FÖRSTER (1966: 130) fälschlicherweise auch noch eine isolierte Schere aus dem Nusplinger Plattenkalk der westlichen Schwäbischen Alb gerechnet, die von OPPEL (1861, 1862) als *Palaeastacus solitarius* beschrieben worden war. Inzwischen erwies sich der Holotypus von *Palaeastacus solitarius* als nicht zu dieser Gattung gehörend, sondern ebenso wie das Nusplinger Taxon *Eryma fraasi* OPPEL zu *Pustulina suevica* QUENSTEDT. Die Gattung *Pustulina* QUENSTEDT, 1857 stellt ein älteres Synonym zu *Phlyctisoma* BELL, 1862 dar und besitzt deswegen nomenklatorische Priorität (vgl. SCHWEIGERT et al. 2000).

Palaeastacus fuciformis (SCHLOTHEIM) ist neben *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM) der wohl häufigste Vertreter der Erymiden in den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb. Ein angebliches Vorkommen dieser Art im Nusplinger Plattenkalk, wie es von OPPEL (1862: 42) und WALTHER (1904: 174) angeführt worden ist, konnte bislang nicht belegt werden und scheint auf einem Irrtum zu beruhen. Insbesondere die letztgenannte Angabe mit dem Vermerk „häufig“ kann sich keinesfalls auf diese Art beziehen.

Im Gegensatz zu den Arten der verwandten Gattungen *Eryma*, *Erymastacus* oder *Pustulina* (= *Phlyctisoma*) liegen oberjurassische *Palaeastacus*-Funde bislang nur aus der Plattenkalk-Fazies vor. Auch aus dem Mitteljura sowie aus der Kreide ist die Gattung in der Regel nur sehr lückenhaft und dann nahezu ausschließlich durch isolierte Scheren überliefert. Anhand isolierter Scherenfunde vermuteten bereits FÖRSTER & RIEBER (1982) ein Zurückreichen der Gattung bis in das Unter-Sinemurium. Die ältesten vollständig erhaltenen Vertreter der Gattung *Palaeastacus* sind mittlerweile tatsächlich im Unter-Sinemurium nachzuweisen, und zwar in den Plattenkalken von Osteno (Lombardei). Sie wurden von GARASSINO (1996) als *Eryma meyeri* beschrieben, weisen aber typische *Palaeastacus*-Scheren mit kräftigen latera-

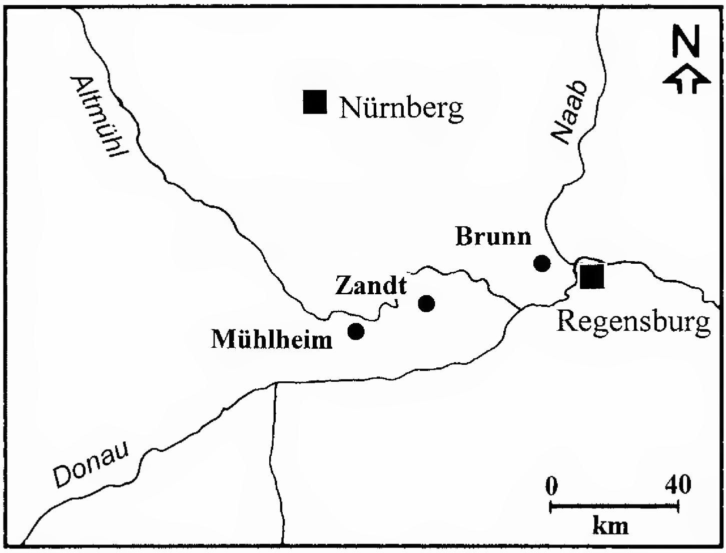


Abb. 1. Fundorte der neuen *Palaeastacus*-Arten in oberjurassischen Plattenkalk-Vorkommen Bayerns.

len Dornen und starker Bezahnung auf. Im Folgenden werden aus oberjurassischen süddeutschen Plattenkalken neben der lange bekannten und vergleichsweise häufigeren Art *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM) zwei weitere Arten der Gattung *Palaeastacus* beschrieben. Damit deutet sich an, daß selbst in der als Fossillagerstätte geltenden Plattenkalk-Fazies nur ein Bruchteil der tatsächlichen Diversität einer Region überliefert ist.

Abkürzungen im Text:

BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München
MNHB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Dank

Herrn R. Pöschl (Mühlheim/Mfr.) danken wir für die freundliche Stiftung seines Fundstücks zur Bearbeitung. Herr K. A. Frickhinger (Emmering) machte uns auf eine der neuen Arten aufmerksam und regte deren Bearbeitung an. Herr K. Schmidt (Langquaid-Niederlaierndorf) engagierte sich bei der Grabung in der Fossillagerstätte Brunn/Ostbayern; ihm ist der glückliche Fund eines weiteren neuen Crustaceen-Taxons zu verdanken. Die Herren Dr. T. Becker (Berlin), P. Rüdel (München) und Dr. G. Schairer (München) ermöglichten das Studium von Vergleichsmaterial. Herr M. Rieter (Stuttgart) danken wir für Präparationsarbeiten, Herrn H. Lumpe (Stuttgart) für eine UV-Fotografie.

2. Systematik

Ordnung Decapoda Latreille, 1803
Familie Erymidae Van Straelen, 1924
Unterfamilie Eryminae Van Straelen, 1924

Gattung *Palaeastacus* Bell, 1850

Typusart: *Palaeastacus dixoni* Bell (syn.: *Astacus sussexiensis* Mantell).

Palaeastacus rothgaengerae n. sp.
Abb. 2

Holotypus: Original zu Abb. 2, BSPM Inv.-Nr. 1993 XVIII-200, aufbewahrt am Bürgermeister-Müller-Museum Solnhofen.

Derivatio nominis: Nach Frau Monika Rothgaenger, Kallmünz, die hinsichtlich der Bearbeitung der Fossillagerstätte Brunn, der Fundbergung der dortigen Fossilien und der Popularisierung der Ergebnisse Herausragendes geleistet hat.

Locus typicus: Steinbruch des Forstamts Pielenhofen in der „Kohlstatt" bei Brunn, Ostbayern, Topographische Karte 1: 25000, Blatt 6937 Laaber.

Stratum typicum: Brunner Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone), Basis von Schicht 6 im Profil von Röper & Rothgaenger (1996: 22, Abb. 15) bzw. Röper (1998, Abb. 1).

Material: Nur Holotypus bekannt.

Diagnose. – Extrem großwüchsige Art der Gattung *Palaeastacus* mit stark von dreieckigen, lateralen Dornen besetzten ersten Pereiopoden und gedrungenen, sinusförmig miteinander verzahnenden Scherenfingern.

Diagnosis. – Extremely large species of *Palaeastacus* with 1st pereiopods bearing strong lateral triangular spines and short fingers which exhibit a sinuously curved outline.

Beschreibung. – Beim Holotypus und bislang einzigen Belegstück für die neue Art *P. rothgaengerae* n. sp. handelt es sich um einen sehr stark kompaktierten, kompletten linken Scherenarm von insgesamt 138 mm Länge. Davon entfallen auf den Basipodit 23 mm, den Ischiopodit 5 mm, den Meropodit 30 mm, den Carpopodit 25 mm und den Propodit 55 mm (jeweils auf der Außenseite gemessen). Dactylus und Index sind Hummer-artig gedrungen gestaltet; der Index ist 31 mm lang, der Dactylus geringfügig kürzer. Beide Schneiden der Scherenfinger zeigen eine einfache sinusförmige Wellung und sind bezahnt; Details sind jedoch aufgrund der innig verzahnten Stellung von Dactylus und Index nicht zu erkennen. Distal weisen jedoch sowohl Dactylus wie Index eine auffällige porige Grube mit ovalem Umriß auf, der Dactylus dahinter noch eine zweite mit tropfenförmigem Umriß. Die Oberfläche des gesamten Scherenarms ist von mäßig groben, gleichartigen, unregelmäßig verteilten Pusteln besetzt. Auf der Außenseite befindet sich eine Reihe dreieckiger, Haifischflossen-artiger, nach vorn gerichteter Dornen; die 5 kräftigsten auf dem Propodit. Gleichartige Dornen befinden sich auch auf der Innenseite des Meropodit.

Vergleiche. – Aus oberjurassischen Plattenkalken wurden bislang keine vergleichbar großen Scheren einer *Palaeastacus*-Art gefunden. *P. rothgaengerae* n. sp. ist aber auch aufgrund der übrigen Merkmale mit keiner anderen Art zu verwechseln.

Bemerkungen. – Der Fund von *P. rothgaengerae* n. sp. stammt von der Basis der Schicht 6 des Brunner Plattenkalks (vgl. Profil in Röper & Rothgaenger (1996,

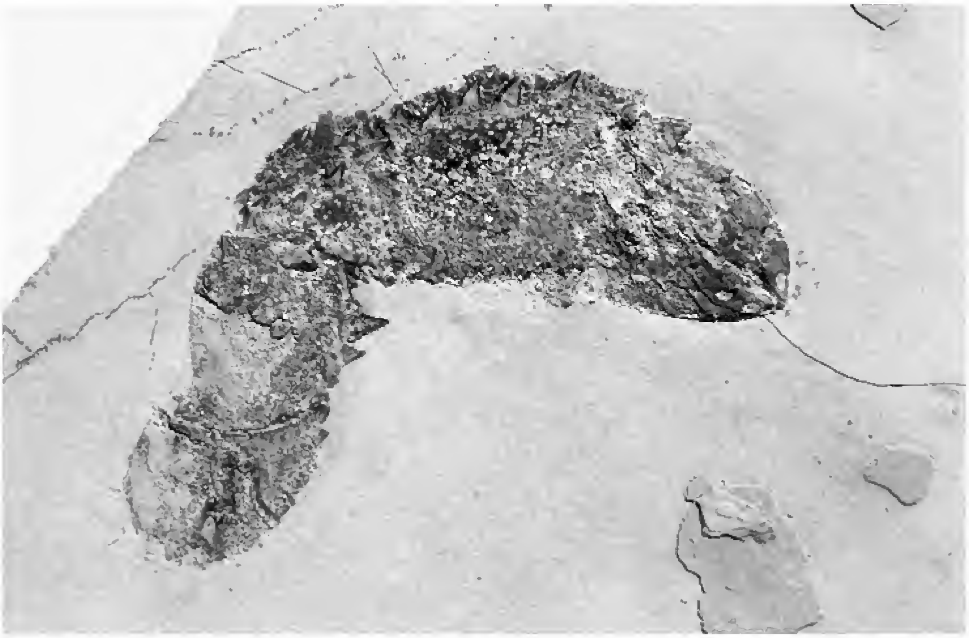


Abb. 2. *Palaeastacus rothgaengerae* n. sp., Holotypus. Plattenkalk von Brunn/Ostbayern. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Subeumela-Subzone. Steinbruch des Forstamts Pielenhofen in der „Kohlstatt“ bei Brunn, Basis von Plattenkalk-Schicht 6 (vgl. Profil in RÖPER 1998, Abb. 1). BSPM Inv.-Nr. 1993 XVIII-200, hinterlegt im Bürgermeister-Müller-Museum Solnhofen (leg. K. SCHMIDT, Langquaid-Niederlaierndorf). – x1.

Abb. 15 bzw. RÖPER 1998, Abb. 1). Er wurde im Jahr 1999 von Herrn K. SCHMIDT (Lanquaid-Niederlaierndorf) bei Prospektionsgrabungen in der Schicht 6 geborgen. Ein erster Überblick über die Fossilführung dieser Schicht ist aus RÖPER (1998: 210) zu entnehmen. Mittlerweile wurde die gesamte Schichtenfolge von Frau M. ROTHGAENGER Schicht für Schicht abgebaut, und die Befunde wurden dokumentiert. In diesem Plattenkalkpaket dominieren Horizonte mit einer Spurenfauna gegenüber nicht-bioturbierten Lagen. Auch die Fundlage 6/26 gehört nicht zu den Konservathorizonten. Bei der Profilaufnahme fand sich in derselben Fundlage eine Meeresschildkröte, deren Knochen über mehrere Quadratmeter verstreut lagen. Vollständige Funde sind in derartigen Schichten die Ausnahme, was auch die Unvollständigkeit des vorliegenden Krebses erklärt. An weiteren bodenbewohnenden Crustaceen aus der Plattenkalkschicht 6 sind neben *Palaeastacus rothgaengerae* n. sp. noch *Mecochirus longimanatus* (SCHLOTHEIM) und *Glyphea saemanni* OPPEL zu nennen. Unter den Natantia ist die Gattung *Aeger* vertreten.

Palaeastacus poeschli n. sp.
Abb. 3–4

Holotypus: Original zu Abb. 3–4, aufbewahrt am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Inv.-Nr. 64520.

Derivatio nominis: Nach Herrn ROLAND PÖSCHL, Mühlheim, dem Finder und Stifter des Holotypus.

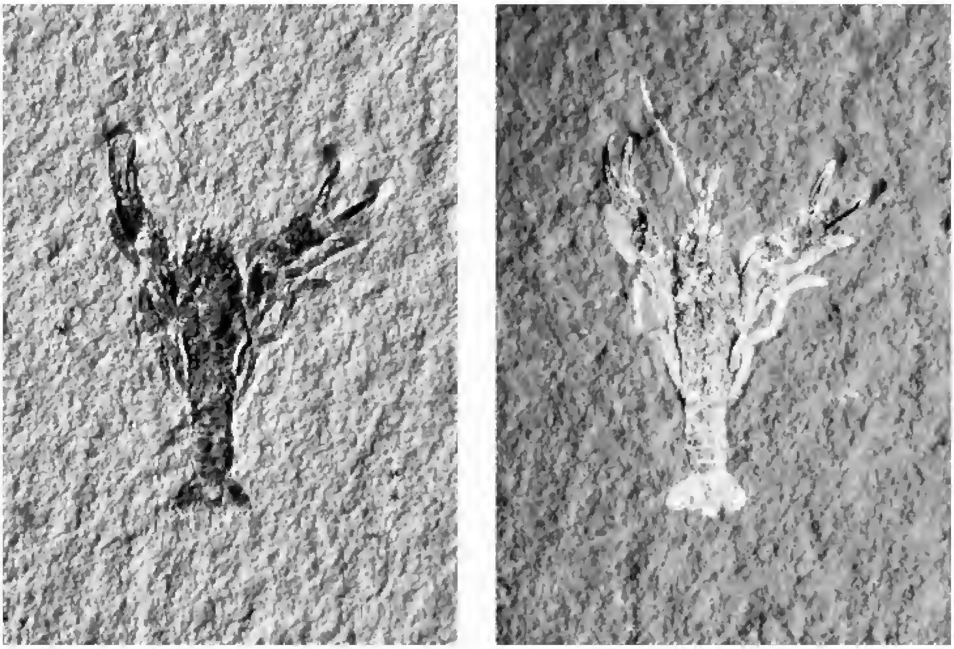


Abb. 3–4. *Palaeastacus poeschli* n. sp., Holotypus. Mörnsheim-Formation, Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Moernsheimensis-Subzone, Mühlheim bei Mörnsheim. SMNS Inv.-Nr. 64520 (leg. R. Pöschl, Mühlheim). 3: Normale Beleuchtung 4: Aufnahme desselben Stücks unter UV-Beleuchtung. – x2.

Locus typicus: Mühlheim, Südliche Frankenalb, Bayern (Geologische Karte 1:25000, Blatt 7132 Dollnstein).

Stratum typicum: Kieselplattenkalk der Mörnsheim-Formation, Fränkisches „zeta 3" (Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone).

Material: Holotypus sowie ein wesentlich schlechter erhaltenes weiteres Exemplar von *P. poeschli* n. sp. aus der Sammlung des Naturkundemuseums der Humboldt-Universität Berlin. Letzteres stammt aus der Münsterschen Sammlung (Nr. D.239) und war ursprünglich als „*Magila latimana*", später von R. Förster (†) als *Eryma leptodactylina* bestimmt und etikettiert worden. *E. leptodactylina* wurde von Förster (1966) wohl zu Recht in die Art *Eryma modestiforme* einbezogen. Als Fundort des Stücks wird auf dem ursprünglichen Etikett „Solnhofen" angegeben. Das relativ grobe Sediment und die im Querbruch sichtbaren Faziesmerkmale des Handstücks berechtigen zu der Annahme, daß auch dieses Stück aus der Mörnsheim-Formation stammt.

Diagnose. – Stark bepustelte Art der Gattung *Palaeastacus* mit auffallend kurzen Scherenballen am vorderen Pereiopoden, die nur zwei Drittel der Länge der Scherenfinger erreichen.

Diagnosis. – Strongly pustulate species of *Palaeastacus* with remarkably short hands of the 1st pereiopods, which extend to only two thirds of the length of the fingers.

Beschreibung. – Beim Holotypus von *Palaeastacus poeschli* n. sp. handelt es sich um die relativ gut erhaltene, aber stark verdrückte Exuvie eines jugendlichen Individuums, die mit der Dorsalseite nach oben auf der Schichtoberfläche eines weißlichen, detritusreichen Kieselplattenkalks liegt, wie er für die Mörnsheim-Formation typisch ist. Die etwas nach links versetzte Mittelnaht läßt erkennen, daß das

Stück leicht asymmetrisch eingebettet wurde. Das Exemplar ist bis auf die fehlende rechte zweite Antenne komplett. Die Gesamtlänge beträgt ohne Antennen und Scherenarme etwa 18 mm, mit Antennen etwa 30 mm; der Carapax alleine ist 12 mm lang. Die erhaltene Länge der zweiten Antenne beträgt 11 mm. Von den ersten Antennen liegt nur jeweils eine Geißel frei; ihre Länge beträgt 4,2 mm.

Der Carapax ist vor allem im vorderen Teil von sehr groben, nach vorn gerichteten Pusteln bedeckt und läuft vorne in ein langes Rostrum aus. Bedingt durch die starke Ornamentierung und während der Kompaktion erfolgte Brüche im Carapax treten die Furchen nur wenig hervor. Die Postcervicalfurche markiert die Grenze zwischen der besonders stark bepustelten Cervicalregion und der dahinter liegenden, deutlich schwächer ornamentierten Zone. Die Branchiocardiacalfurche tritt nur sehr undeutlich in Erscheinung. Zum Hinterrand des Carapax nimmt die Größe und Dichte der Pusteln wieder etwas zu.

Die 1. Pereiopoden tragen symmetrisch gebaute Scheren mit für die Art charakteristischen, in Bezug auf den kurzen Scherenballen ungewöhnlich langen Scherenfingern. Der Dactylus ist etwa 3,7 mm lang. Die Oberflächen der Scherenfinger sind glatt, ihre Scherenflächen unbezahnt, lediglich fein quergerieft. Beide Scherenfinger sind schwach nach innen gebogen. Sie wirken dadurch weit weniger gedrungen als bei *P. fuciformis* (SCHLOTHEIM). Der 2,8 mm lange, von einzelnen groben Pusteln bedeckte Propodit trägt auf seiner Innenseite spitze, schlanke Dornen, die jedoch weit schwächer ausgeprägt sind als bei *P. fuciformis* (SCHLOTHEIM). Bedingt durch die Einbettungslage sind die Dornen nur auf der linken Seite sichtbar. Der daran anschließende Carpopodit trägt auf der Innenseite einen einzigen kräftigen, nach vorn gerichteten Dorn. Das zweite und dritte Pereiopoden-Paar ist chelat. Die beiden hinteren Paare hingegen sind wohl achelat, doch ist dies erhaltungsbedingt am Holotypus nur für das vierte Paar zu belegen.

Die sichtbaren hinteren vier Segmente des Abdomens sind nicht bepustelt. Die davor liegenden Abdominalsegmente werden stauchungsbedingt etwas vom Carapax verdeckt. Das Telson ist ebenso wie bei *P. fuciformis* (SCHLOTHEIM) schaufelförmig und läuft zum Hinterende spitz zu. Die äußeren Uropoden-Exopoditen weisen eine gerade Diäresis auf.

Vergleiche. – Vergleichbar mit *P. poeschli* n. sp. ist neben dem unten diskutierten *P. fuciformis* (SCHLOTHEIM) auch eine noch unbeschriebene weitere Art aus der Privatsammlung P. RÜDEL (vgl. FRICKHINGER 1994, Abb. 224). Letztere unterscheidet sich von *P. poeschli* n. sp. durch die groben, vereinzelt stehenden Warzen auf den Scherenballen und die Länge der Scherenfinger, die etwa die Länge des Scherenballens erreichen. Auf der Innenseite der vorderen Pereiopoden sind bei der unbeschriebenen Form außerdem keinerlei Dornen ausgebildet.

Bemerkungen. – Die Crustaceenfauna der Mörnsheim-Formation ist bisher noch kaum bekannt bzw. wurde mit Angaben aus der unterlagernden Solnhofen-Formation vermengt. Sicher in der Mörnsheim-Formation vertreten sind neben der hier beschriebenen Art *Palaeastacus poeschli* n. sp. noch die Arten *Drobna deformis* MÜNSTER, *Eryma modestiforme* (SCHLOTHEIM), *Cancrinos claviger* MÜNSTER, *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM), *Eryon arctiformis* (SCHLOTHEIM) und *Bylgia haeberleini* MÜNSTER sowie der Glaskrebs *Elder ungulatus* MÜNSTER.

Palaeastacus fuciformis (Schlotheim)

Abb. 5

v *1822 *Macrourites fuciformis*. – Schlotheim, S. 30, Taf. 2, Fig. 2.
v 1862 *Eryma fuciformis* Schloth. spec. – Oppel, S. 41, Taf. 9, Fig. 2–6. – [Mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
1904 *Eryma fuciformis* Schloth. – Walther, S. 174.
v non 1963 *Glyphea fuciformis*. – Müller, S. 117, Abb. 157. [= *Pustulina minuta* (Schlotheim)]
pars 1966 *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim), 1822. – Förster, S. 130.
v non 1978 *Eryma fuciformis* v. Schloth. – Müller, Abb. 148a. [= *Pustulina minuta* (Schlotheim)]
v 1968 *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim). – Leich, S. 72f, Abb. links unten.
v 1994 *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim). – Frickhinger, S. 122, Abb. 218–219.
1994 „*Magila*“ spec. – Frickhinger, S. 121, Abb. 211a.

Obwohl die Art *Palaeastacus fuciformis* durch die Beschreibung und Abbildung Oppels (1862) ausgezeichnet charakterisiert worden ist, kam es dennoch gelegentlich zu Verwechslungen mit anderen Decapodenarten, die ebenfalls stark bepustelte Scheren aufweisen. Das für *Palaeastacus fuciformis* typische Muster dieser Bepustelung und insbesondere der lateralen Bedornung findet sich in dieser Weise weder bei den übrigen *Palaeastacus*-Arten noch in anderen Erymiden-Gattungen. Eine besonders große, isolierte Schere aus dem Nusplinger Plattenkalk, die von Oppel als separate Art *Palaeastacus solitaris* aufgefaßt und beschrieben worden war, hielt Förster (1966: 130) für ein adultes Exemplar von *P. fuciformis*. Nach einer kritischen Überprüfung des Originalstücks wurde dieses jedoch als zu *Pustulina suevica* Quenstedt gehörend erkannt (vgl. Schweigert et al. 2000).

Die Art *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim) ist besonders im Solnhofener Plattenkalk von Zandt (Abb. 5) im Vergleich zu anderen Decapodentaxa ausgesprochen häufig. Die Art liegt auch aus den vermutlich mit dem Zandter Vorkommen gleichaltrigen Solnhofener Plattenkalken von Eichstätt und auch aus dem etwas jüngeren „Oberen Schiefer“ von Solnhofen-Langenaltheim in größerer Zahl vor.

3. Die Gattung *Palaeastacus* im Oberjura Süddeutschlands

Die beiden neuen Arten der Gattung *Palaeastacus* ergänzen die derzeitige Kenntnis zur Diversität und Verbreitung dieser Gattung im jüngeren Oberjura Süddeutschlands. Die Typen der insgesamt drei nunmehr bekannten Arten *P. rothgaengerae* n. sp., *P. fuciformis* (Schlotheim) und *P. poeschli* n. sp. stammen zwar jeweils aus Schichten unterschiedlichen Alters, gehören jedoch aufgrund ihrer sehr stark voneinander abweichenden Scherenform sicher nicht zu einer monophyletischen Reihe (Chronokline). Man muß eher annehmen, daß sie an sehr unterschiedliche Biotope angepaßt waren, die – abgesehen vom Fall der vergleichsweise häufigen Art *P. fuciformis* – nur ein sehr geringes Überlieferungspotential besaßen. Bei allen dieser Untersuchung zugrunde liegenden Belegstücken handelt es sich um Exuvien oder gar nur um Teile davon. Nur die Exuvien hatten offenbar eine Chance, in die von lebenden Individuen in der Regel gemiedene Plattenkalk-Fazies hineinverdriftet zu werden.

Neben den hier beschrieben Arten gehört wohl auch noch das von Frickhinger (1994, Abb. 224) als „*Phlyctisoma minuta*“ aus der Privatsammlung P. Rüdel (Mün-

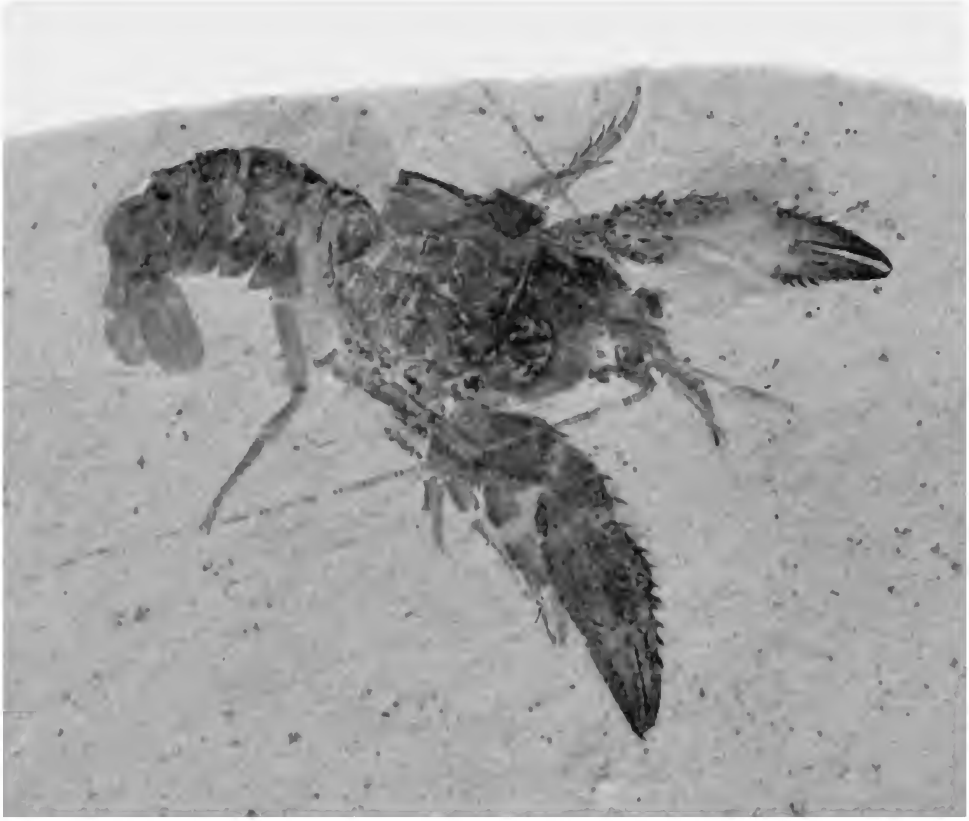


Abb. 5. *Palaeastacus fuciformis* (SCHLOTHEIM). Solnhofener Plattenkalk Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Zandt. SMNS Inv.-Nr. 64521 (leg. W. LUDWIG, Berlin). – x2.

chen) abgebildete Exemplar eines Erymiden zur Gattung *Palaeastacus*. Dieses in Rückenlage eingebettete Stück besitzt im Unterschied zu den anderen Arten dieser Gattung nur sehr schwach ornamentierte Scherenballen ohne laterale Dornen. Leider liegt bisher nur das einzige Exemplar in ventraler Einbettung vor, so daß über die für eine Beschreibung signifikanteren und für Vergleiche besonders wichtigen Merkmale der Dorsalseite keine Aussagen getroffen werden können.

Die stratigraphische Reichweite der verschiedenen Arten von *Palaeastacus* dürfte sicher größer gewesen sein als die Plattenkalk-Entwicklung in Süddeutschland insgesamt andauerte, da die Plattenkalk-Fazies nicht der eigentliche Lebensraum dieser Gattung war. Es bleibt abzuwarten, ob aus bisher nicht erfaßten Plattenkalk-Vorkommen mit einem stärkeren Anteil benthisch lebender Organismen künftig noch weiteres Material hinzukommt.

4. Literatur

FÖRSTER, R. (1966): Über die Erymiden, eine alte, konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. – Palaeontographica, A, **125**: 61–175, 8 Taf., 37 Abb., 4 Tab.; Stuttgart.

FÖRSTER, R. & RIEBER, H. (1982): Der älteste Vertreter der Gattung *Palaeastacus* (Crustacea, Decapoda), *Palaeastacus argoviensis* n. sp., aus dem unteren Dogger der Nordschweiz. – Eclogae geol. Helv., **75**: 773–778, 3 Abb.; Basel.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

GARASSINO, A. (1996): The family Erymidae VAN STRAELEN, 1924 and the superfamily Glyphaeoidea ZITTEL, 1885 in the Sinemurian of Osteno in Lombardy (Crustacea, Decapoda). – Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, **135**: 333–373, 31 Abb.; Milano.

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MÜLLER, A. H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Stomochorda. XVIII+698 S., 854 Abb.; Jena (Fischer).

– (1978): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Hemichordata (2. Aufl.). 748 S., 852 Abb.; Jena (Fischer).

MÜNSTER, G. v. (1839): Decapoda Macroura. Abbildung und Beschreibung der fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern. – Beitr. Petrefactenkde., **2**: 1–88, 30 Taf.; Bayreuth.

OPPEL, A. (1861): Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Palaeastacus*, *Magila* und *Etallonia*. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **17**: 355–361; Stuttgart.

– (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

QUENSTEDT, F. A. (1856–57): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

RÖPER, M. (1998): Die Plattenkalk-Lagerstätten von Solnhofen unter besonderer Berücksichtigung der Oberkimmeridge-Vorkommen bei Brunn/Oberpfalz. – Acta Albertina Ratisbonensia, **50/2**: 201–215, 5 Abb.; Regensburg.

SCHLOTHEIM, E. F. v. (1822): Nachträge zur Petrefactenkunde, **2**: 1–88, 19 Taf.; Gotha.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G. & RÖPER, M. (2000): Die Panzerkrebse der Familie Erymidae VAN STRAELEN (Crustacea, Decapoda) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) im Vergleich mit fränkischen Vorkommen. – Stuttgarter Beitr. Naturkde, B, **285**: 1–25, 5 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – Jenaische Denkschriften, **11**: 133–214, 1 Taf., 21 Abb.; Jena.

Anschriften der Autoren:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de
Dr. M. Röper, Bürgermeister-Müller-Museum, Bahnhofstr. 8, D – 97108 Solnhofen.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 314	9 pp., 2 figs.	Stuttgart, 21. 12. 2001

A new family of Anisoptera from the Upper Jurassic of Karatau in Kazakhstan (Insecta: Odonata: Juragomphidae n. fam.)

By André Nel, Paris, Günter Bechly, Stuttgart,
Xavier Martínez-Delclòs, Barcelona and Günther Fleck, Paris

With 2 Figures

Summary

A new dragonfly genus and species, *Juragomphus karatauensis*, from the Upper Jurassic of Karatau in Kazakhstan is described and attributed to a new family Juragomphidae. The phylogenetic position and relationships of this new taxon are discussed.

Zusammenfassung

Eine neue Großlibellen-Gattung und -Art, *Juragomphus karatauensis*, wird aus dem oberen Jura von Karatau in Kasachstan beschrieben und einer neuen Familie Juragomphidae zugeordnet. Die phylogenetische Stellung und Verwandtschaft dieses neuen Taxons werden diskutiert.

1. Introduction

The Liassogomphidae Tillyard & Fraser, 1940*) (= Gomphitidae Tillyard, 1925) is the oldest known and presumably most basal family of the anisopterid lineage (excluding the "anisozygopteroid" stem group). It is relatively abundant in the European Liassic outcrops (Switzerland, Germany, England, Luxembourg) (Tillyard, 1925; Cowley, 1935, 1942; Tillyard & Fraser, 1940; Bode, 1953; Fraser, 1957; Carpenter, 1992; Nel et al., 1993). Etter & Kuhn (2000) synonymized nearly all the previously described species with *Liassogomphus brodieri* (Buckman, 1843), except for *Elattogomphus latus* Bode, 1953 and *Proinogomphus bodei*

---

*) Please note: Tillyard (1935: 381) cited the family name Liassogomphidae without any designation of the type genus or species and no diagnosis. Therefore, it was a nomen nudum. Tillyard & Fraser (1940) defined the "Liassogomphidae fam. nov.".

(HANDLIRSCH, 1939), and with some doubt *Phthitogomphus angulatus* (HANDLIRSCH, 1939).

REN (1994) described a new genus and species *Chrysogomphus beipiaoensis* (based on an adult specimen from the Upper Jurassic of Liaoning, China) which he attributed to the Liassogomphidae. Based on the figure and photograph of REN (1994), FLECK et al. (submitted) concluded that this taxon is clearly not related to this family and could have strong affinities with the Aeshnoptera. Thus, the family Liassogomphidae remains a strictly Liassic taxon.

We here describe a well-preserved liassogomphid-like dragonfly from the Upper Jurassic Karatau range as a new genus and species, *Juragomphus karatauensis*, within a new family Juragomphidae.

Methods

We follow the wing venation nomenclature of NEL et al. (1993) and BECHLY (1996). The higher classification of fossil and extant Odonatoptera is based on the new phylogenetic system of BECHLY (1996).

2. Systematic Palaeontology

Order Odonata FABRICIUS, 1792
Suborder Anisoptera SELYS, 1854
Family Juragomphidae n. fam.

Type genus: *Juragomphus* n. gen.

Diagnosis. – This new family is characterized by the following combination of characters: Wings very long (about 70 mm); forewing discoidal triangle transverse, equilateral, divided into numerous cells, and very broad; numerous antenodal and postnodal crossveins; Ax1 distinctly stronger than Ax2; CuA curved; PsA weak; subdiscoidal space triangular, poorly defined but divided into five cells; no Mspl; no Rspl; postdiscoidal area very broad; 2 lestine oblique veins; no primary IR1; pseudo-IR1 present; pterostigma long, covering 6 cells; pterostigmal brace vein present, but not very oblique and not basally recessed; RP1 and RP2 not basally parallel up to the level of the pterostigma; anterior margin of supratriangle straight. All these characters are plesiomorphic within Anisoptera, except for the equilateral discoidal triangle which is probably an autapomorphy (but convergently present in some taxa within the Petalurida, Aeshnoptera and Cavilabiata).

Genus *Juragomphus* n. gen.

Type species: *Juragomphus karatauensis* n. sp.
Derivation of name: After the Jurassic age and the extant genus *Gomphus*.

Diagnosis. – That of the family.

Juragomphus karatauensis n. sp.

Figs 1–2

Holotype: Specimen PIN 2997/4431, Moscow, a nearly complete forewing.
Type locality: Karatau, Chimkent region, Southern Kazakhstan, C.E.S.

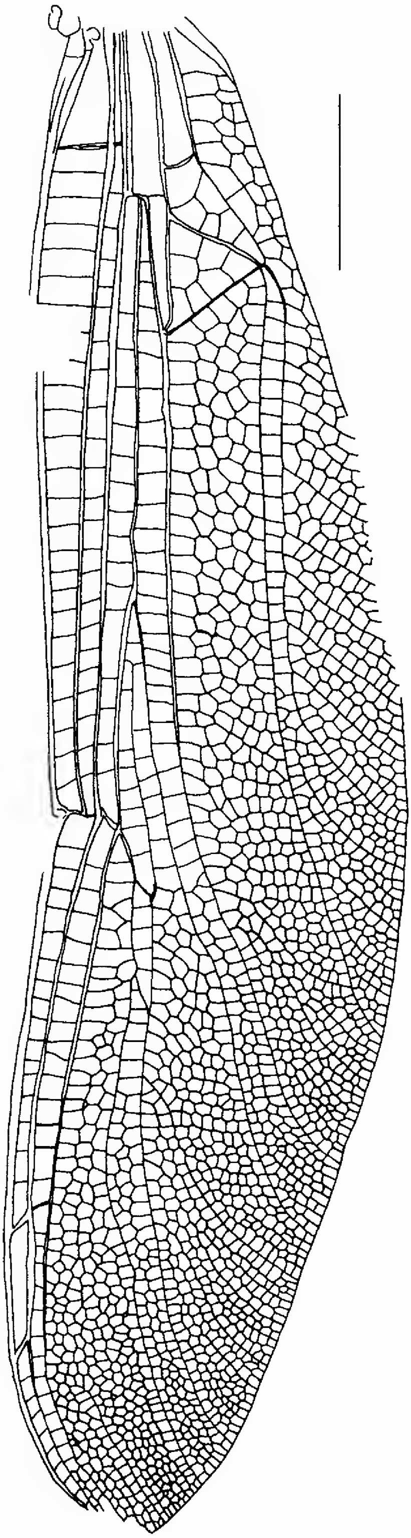


Fig. 1. *Juragomphus karatauensis* n. gen. n. sp., holotype specimen PIN 2997/4431, forewing reconstruction drawing. Scale 8 mm.

Type horizon: Upper Jurassic, Callovian-Kimmeridgian or Oxfordian-Kimmeridgian (Zherikhin and Gratshev, 1993; Mostovski and Martínez-Delclòs, 2000).
Derivation of name: Named after the type locality Karatau.

Diagnosis (female). – That of the family.

Description. – Forewing 70 mm long, 16.4 mm wide; ratio width / length, 0.23; distance from base to nodus, 36.4 mm; from nodus to apex, 33.2 mm; from nodus to pterostigma, 18.6 mm; from pterostigma to apex, 10 mm; from nodus to arculus, 28.4 mm; nodal furrow very distinct; pterostigma 6 mm long, 1.2 mm wide, with about 6 cells below pterostigma; pterostigmal brace vein slightly oblique, stronger than postnodal cross-veins, and aligned with basal side of pterostigma; about 16 postnodal cross-veins, not strictly aligned with corresponding postsubnodal cross-veins between RA and RP1; 24 secondary antenodal crossveins; antenodal cross-veins of second row between ScP and RA less numerous and not aligned with those of first row; 5 secondary antenodal cross-veins between the 2 strong primary antenodal cross-veins, but none basal of Ax1; Ax1 stronger than Ax2; Ax1 2.2 mm basal of arculus; distance between Ax1 and Ax2, 7.2 mm; Ax2 slightly basal of distal angle of discoidal triangle; RP and MA well-separated in arculus; posterior part of arculus aligned with anterior part; numerous cross-veins between RP and RA basal of RP3/4, between base of RP3/4 and nodus, and between RP and MA basal of RP3/4; 7 bridge-cross-veins (Bqs); discoidal triangle divided into 7 cells, transverse and nearly equilateral; length of its anterior side, 5.2 mm; of distal side, 5.4 mm; of basal side, 4.6 mm; supratriangle short and free of cross-veins; median space free of cross-veins; submedian space crossed by CuP which is distinctly curved and oblique; a well-defined PsA separating submedian space from a nearly triangular five-celled subdiscoidal triangle, the latter 5 mm long and 2.4 mm wide; 3 rows of cells in anal area; a row of two infrasubdiscoidal cells beneath anal vein, limited by a forward slanting secondary branch of AA; CuA divided into 8 posterior branches; CuA very long and reaching posterior wing margin on the level of nodus; 8–10 rows of cells between CuA and posterior wing margin; area between CuA and MP greatly widened near posterior wing margin with one row of cells behind discoidal triangle and about 17 rows near posterior wing margin; 4–5 rows of cells in postdiscoidal area distal of discoidal triangle; 2 longitudinal zigzagged secondary veins in postdiscoidal area, but no Mspl; postdiscoidal area slightly widened distally near posterior wing margin; area between MA and RP3/4 widened near posterior wing margin and developing eight rows of cells; MA and RP3/4 closely parallel, and somewhat distal of nodus, undulate; RP2 originating at subnodus; 2 lestine oblique cross-veins 'O'; no Rspl; area between IR2 and RP2 widened distally near posterior wing margin; IR2 gently curved; RP2 undulate a little basal of pterostigma; primary IR1 absent; a more or less zigzagged convex distal pseudo-IR1 (sensu BECHLY, 1996) starting somewhat distal of pterostigma; 6–7 rows of cells in area between IR1 and RP2; 4 rows of cells in area between IR1 and RP1.

Discussion. – The Liassogomphidae were considered as "anisozygopteres" by TILLYARD (1925, 1935), TILLYARD & FRASER (1940), FRASER (1957), CARLE (1982) and CARLE & WIGHTON (1990). COWLEY (1942) and NEL et al. (1993) included them in the Anisoptera. BECHLY (1996) considered them as the sister group of the Aeschnidiidae, within the superfamily Aeschnidioidea sensu BECHLY (1996), itself sister group of the Anisoptera. More recently, BECHLY (1998) changed his mind and considered the Aeschnidiidae as the sister group of the modern Anisoptera, in the

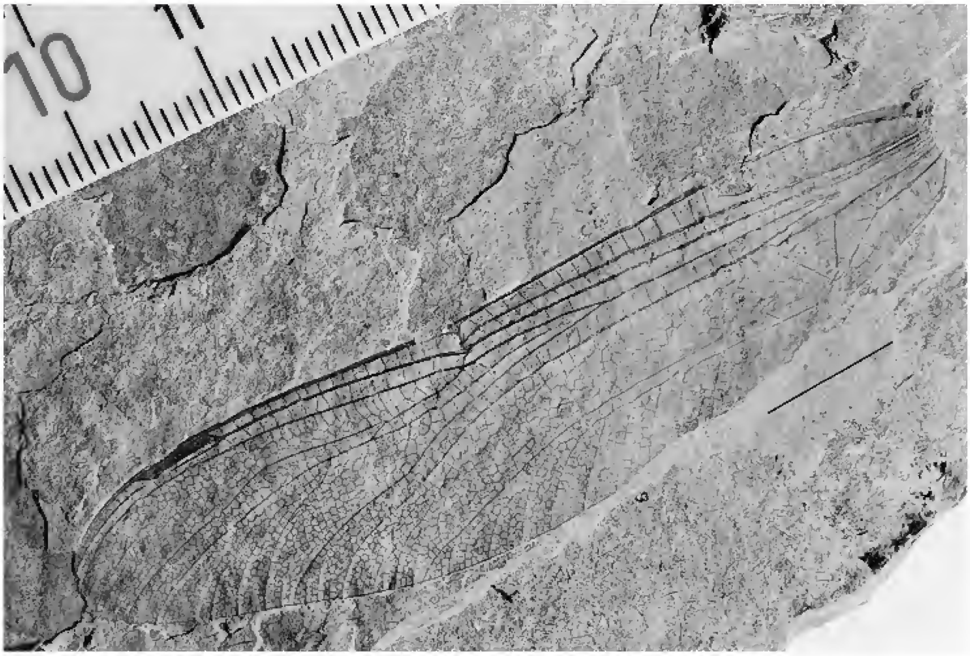


Fig. 2. *Juragomphus karatauensis* n. gen. n. sp., holotype specimen PIN 2997/4431, photo. Scale 10 mm.

Neoanisoptera Bechly, 1998. Fleck & Nel (submitted) argued against the potential synapomorphies of the Liassogomphidae with the Aeschnidiidae. After the same authors, the family Aeschnidiidae would fall within the more advanced Anisoptera – Cavilabiata, mainly on the basis of the larval characters (Please note that this view is not shared by the second author, Bechly, of the present paper who rather regards the spoon-shaped mask as a convergence within Aeschnidiidae). The exact affinities of the Liassogomphidae within the Anisoptera remain uncertain (Fleck & Nel, submitted).

Comparison with Anisoptera excluding Liassogomphidae:

Juragomphus n. gen. does not share the wing venational synapomorphies of the Aeschnidiidae, as listed in Bechly (1996): Discoidal triangle transversely elongate; subdiscoidal triangle hypertrophied; at least one secondary antenodal crossvein basal of Ax1; nodal furrow reduced; distinct Rspl and Mpsl present; pterostigma shifted basally.

It has none of the synapomorphies of the Aeshnoptera sensu Bechly (1996) or Bechly et al. (2001): (1) RP1 and RP2 basally parallel up to the pterostigma, with a single row of cells in-between; (2) at least, a weakly defined Rspl is present; (3) RP3/4 and MA more or less undulating. Note that these veins are no more undulating in *Juragomphus* than in *Liassogomphus*. *Juragomphus* shares with *Paramesuropetala gigantea* Bechly et al., 2001 (Aeshnoptera – Liupanshaniidae) a large equilateral discoidal triangle but they strongly differ in the presence of a Rspl, of a strong PsA, and of a straight CuP in *Paramesuropetala* (Bechly et al., 2001).

The Petalurida sensu Bechly, 1996 have the following forewing synapomorphies (Nel et al., 1998): (1) Postnodal space very narrow, with many cells distal of pterostigma; (2) primary IR1 very well defined; (3) wing space between RP1 and RP2 strongly expanded; (4) forewing pseudo-anal vein PsA hypertrophied; (5) subdiscoidal triangle widened, with many cross-veins. The characters (1), (2) and (4) are absent in *Juragomphus*. The characters (3) and (5) are convergently present in Aeschnidiidae (but more pronounced) and Liassic Liassogomphidae (but less pronounced). Thus, *Juragomphus* shares no strong synapomorphy with the Petalurida. Within this group, the Aktassiidae – Aktassiinae (*Aktassia* Pritykina, 1968 and *Aeschnogomphus* Handlirsch, 1906) also share with *Juragomphus* wings with many cells, a subequilateral forewing discoidal triangle, and the presence of two oblique veins 'O'. But the former two characters are likely convergences while the last character is a symplesiomorphy. Furthermore, they strongly differ in the three characters (2), (4), and (5).

The Exophytica sensu Bechly (1996) (= Gomphides + Cavilabiata) have only a weak wing venational synapomorphy, viz. "the second distal oblique vein 'O' obsolete" which is not so in *Juragomphus*. The Gomphides sensu Bechly (1996) have also a weak forewing synapomorphy, viz. the "supratriangle with a distinctly curved anterior margin", also absent in *Juragomphus*. The Cavilabiata have only one forewing synapomorphy, viz. the "cordulegastrid gap" which is absent in *Juragomphus*.

Comparison with the Liassogomphidae:

Bechly (1996) indicated that there is no known synapomorphy of the Liassogomphidae. Thus, it is rather difficult to attribute a species to this family. Etter & Kuhn (2000) proposed an emended diagnosis of the Liassogomphidae: (1) Pterostigma long; (2) antenodals and postnodals numerous; (3) upper side of discoidal triangle ending approximately below distal angle of supratriangle; (4) triangle crossed; (5) no true subtriangle present, but a more primitive crossed subquadrilateral cell; (6) pseudo-IR1 (IR1 sensu Etter & Kuhn, 2000) present (short, with its origin near the distal end of the pterostigma). This character seems to be a synapomorphy of the Anisoptera (including the Liassogomphidae) (after Fleck et al., submitted); (7) area between RP2 and IR2 very narrow near the lestine oblique vein 'O' (at least in the forewing); (8) hindwing with extensive area behind CuA reaching level of nodus; (9) male hindwing with anal angle. The characters (1), (2), (3), (5), (8) and (9) are symplesiomorphies of the Anisoptera, also present in the sister group Stenophlebioptera (Fleck & Nel, submitted). Thus, they are of little use. The character (7) seems to be an apomorphy of the Liassogomphidae (but also convergently present in the Cavilabiata – Araripelibellulinae Bechly, 1996). It is absent in *Juragomphus* n. gen.

Juragomphus n. gen. shares with the Liassogomphidae the following characters: (10) Presence of two infrasubdiscoidal cells beneath the anal vein, limited by a forward slanting secondary branch of AA. This character is convergently present in the Aeschnidiidae and some Libellulidae (*Diastatops*). It seems to be correlated to the large number of cells in the forewing basal half. Thus, we regard it as only a weak potential synapomorphy of *Juragomphus* with the Liassogomphidae; (11) absence of primary IR1. In the "heterophlebioid" lineage and the Stenophlebioptera, sister group of the Anisoptera, IR1 is present. Thus its complete reduction could be a synapomorphy of *Juragomphus* with the Liassogomphidae; (12) CuP distinctly curved. In the most basal lineages of the Epiproctophora, i.e. Epiophlebiidae, Isophlebioptera, the "heterophlebioid" lineage, the Liassic Anisoptera – Liassogomphidae and some Gomphidae and Aeshnidae (but less pronounced), the vein CuP is strongly curved and seems to begin on AA rather than on MP + Cu. The same character is present in Tarsophlebiidae and in the Cenozoic family Sieblosiidae HANDLIRSCH, 1906 of rather uncertain position (FLECK et al., in prep.). Thus the character "CuP strongly curved" is probably a symplesiomorphy within the Anisoptera; (13) no Rspl. This is probably a plesiomorphy, as this vein is absent in both the Stenophlebioptera and the "heterophlebioid" lineage; (14) no Mspl. This character is rather homoplastic in the Stenophlebioptera and the "heterophlebioid" lineage (FLECK et al., submitted). Thus its polarity within the Anisoptera remains uncertain; (15) triangular-shaped and broad subdiscoidal space, limited by a weak PsA vein. This is probably plesiomorphic as very similar to the situation in the Stenophlebioptera, sister group of the Anisoptera (FLECK et al., submitted); (16) forewing discoidal triangle rather transverse. The polarity of this character is uncertain and it is subject to numerous homoplasies within the different anisopterid lineages.

Furthermore, *Juragomphus* differs from the Liassogomphidae in the following characters: (17) Forewing discoidal triangle equilateral and very broad, very different of those of the Liassogomphidae. Note that similar equilateral triangles are convergently present in Aeshnoptera, Petalurida and in the Cavilabiata Eocene family Palaeomacromiidae (PETRULEVICIUS et al., 1999); (17) two lestine oblique veins 'O', instead of one. This plesiomorphic character is also highly homoplastic within the clade [Stenophlebioptera + Anisoptera] (FLECK & NEL, submitted). As example, the Stenophlebiidae have no oblique veins but the Liassostenophlebiidae FLECK & NEL (nomen nudum) have one; (18) second primary antenodal crossvein distinctly weaker than Ax1, unlike the Liassic Liassogomphidae; (19) pterostigma covering six cells, instead of two or three in the Liassic taxa; (20) wing distinctly longer than those of the Liassogomphidae (forewing 70 mm long compared to only 40 to 50 mm in Liassogomphidae).

In conclusion, *Juragomphus* shares several characters with the Liassogomphidae which are probably all symplesiomorphies of the Anisoptera. Several important differences with the Liassogomphidae justify its attribution to a new family Juragomphidae n. fam. Its affinities within the Anisoptera are not clear, but it has probably a very basal position since it shares no synapomorphies with any of the modern anisopterid lineages, except for the following character: In *Juragomphus* there is a broad and long membranule, as in modern Anisoptera, but not in Liassogomphidae and more basal taxa ("heterophlebioid" and stenophlebioid lineages). This could support a more advanced position than that of the Liassogomphidae within Anisoptera.

3. Acknowledgements

We are most grateful to Dr V. ZHERIKHIN (PIN, Moscow) for his support during our visit at his institute in Moscow. We are indebted to Dr G. BLOOS (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

4. References

Bechly, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, Special Volume, **2**, 402 pp.; Böblingen.

– (1998): A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **270**: 1–47; Stuttgart.

Bechly, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E. A., Coram, R., Martill, D., Fleck, G., Escuillié, F., Wisshak, M.M. & Maisch, M. (2001): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Aeshnoptera, with description of several new families, genera and species (Insecta: Odonata: Anisoptera). – N. Paläont. Abh., **4**, 219 pp.; Dresden.

Bode, A. (1953): Die Insektenfauna des ostniedersächsischen oberen Lias. – Palaeontographica, (A), **103**: 1–375; Stuttgart.

Carle, F. L. (1982): The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate. – S.I.O. Rapid Comm., **4**: 1–66; Utrecht.

Carle, F. L. & Wighton, D. C. (1990): Chapter 3. Odonata. pp. 51–68. – *In*: Grimaldi, D. A. (ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**, 191 pp.; New York.

Carpenter, F. M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: Moore, R. C. & Kaesler, R. L. (eds): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, **3–4**, xxii + 655 pp.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

Cowley, J. (1935): Nomenclature of Odonata: three generic names of Hagen. – Entomologist, **68**: 283–284; London.

– (1942): Descriptions of some genera of fossil Odonata. – Proc. R. ent. Soc. London, (B), **11**: 63–78; London.

Etter, W. & Kuhn, O. (2000): An articulated dragonfly (Insecta, Odonata) from the Upper Liassic Posidonia shale of Northern Switzerland. – Palaeontology, **43/5**: 967–977; London.

Fleck, G. & Nel, A. (submitted): Revision of the Mesozoic family Aeschnidiidae (Odonata: Anisoptera). – Zool. J. linn. Soc.; London.

Fleck, G., Nel, A., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E. A. & Coram, R. (submitted): Phylogeny and classification of the Stenophlebioptera. (Insecta, Odonata, Epiproctophora). – Ann. Soc. ent. France; Paris.

Fleck, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E. A. & Bechly, G. (in prep.): New Mesozoic Tarsophlebiidae, with a discussion on the phylogenetic positions of the Tarsophlebiidae and Sieblosiidae (Odonatoptera: Panodonata).

Fraser, F. C. (1957): A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. – Handbook R. zool. Soc. N. S. Wales, **12**: 1–133; Sydney.

Kukalová-Peck, J. (1991): Chapter 6: Fossil history and the evolution of hexapod structures. – *In*: Naumann, I. D. (ed.): The insects of Australia, a textbook for students and research workers (2nd ed.), **1**, 542 pp.; Melbourne (Melbourne University Press).

Mostovski, M. B. & Martínez-Delclòs, X. (2000): New Nemestrinoidea (Diptera: Brachycera) from the Upper Jurassic – Lower Cretaceous of Eurasia, taxonomy and palaeobiology. – Entomological Problems, **31/2**: 137–148; Bratislava.

Nel, A., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X. & Jarzembowski, E.A. (1998): A new revision of the Recent and fossil Petaluridae (Insecta, Odonata, Anisoptera). – Paleontologia Lombarda, (N.S.), **10**: 1–68; Milano.

Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J.-C. & Henrotay, M. (1993): Les "Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, numéro hors série, **3**: 1–311; Bois d'Arcy.

Petrulevicius, J. F., Nel, A. & Muzon, J. (1999): A new libelluloid family in the Palaeocene of Argentina. – Palaeontology, **42**: 677–682; London.

Ren, D. (1994): A new genus and species of Liassogomphidae (Insecta, Odonata) from Late Jurassic of Liaoning province, China. – Geoscience, **8/3**: 254–258; Beijing.

Riek, F. & Kukalová-Peck, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

TILLYARD, R. J. (1925): The British Liassic dragonflies. – British Museum Fossil Insects, **1**: 1–39; London.

– (1935): Upper Permian insects of New South Wales. 4. The order Odonata. – Proc. linn. Soc. N. S. Wales, **60**: 374–384; Sydney.

TILLYARD, R. J. & FRASER, F. C. (1940): A reclassification of the order Odonata based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. – Aust. Zool., **9**: 124–396; Sydney.

ZHERIKHIN, V. V. & GRATSHEV, V. G. (1993): Obrieniidae, fam. n., the oldest Mesozoic weevils (Coleoptera, Curculionoidea). – Paleont. J., **27**/1A: 50–69; Washington.

Authors' addresses:

Dr A. Nel, Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 Rue Buffon, F-75005 Paris, France.
E-mail: anel@mnhn.fr
Dr G. Bechly, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart, Germany.
E-mail: bechly.smns@naturkundemuseum-bw.de
Prof. Dr X. Martínez-Delclòs, Departament Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, E-08071, Barcelona, Spain.
E-mail: delclos@geo.ub.es
Dr G. Fleck, Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 Rue Buffon, F-75005 Paris, France.
E-mail: fleck@mnhn.fr

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen